

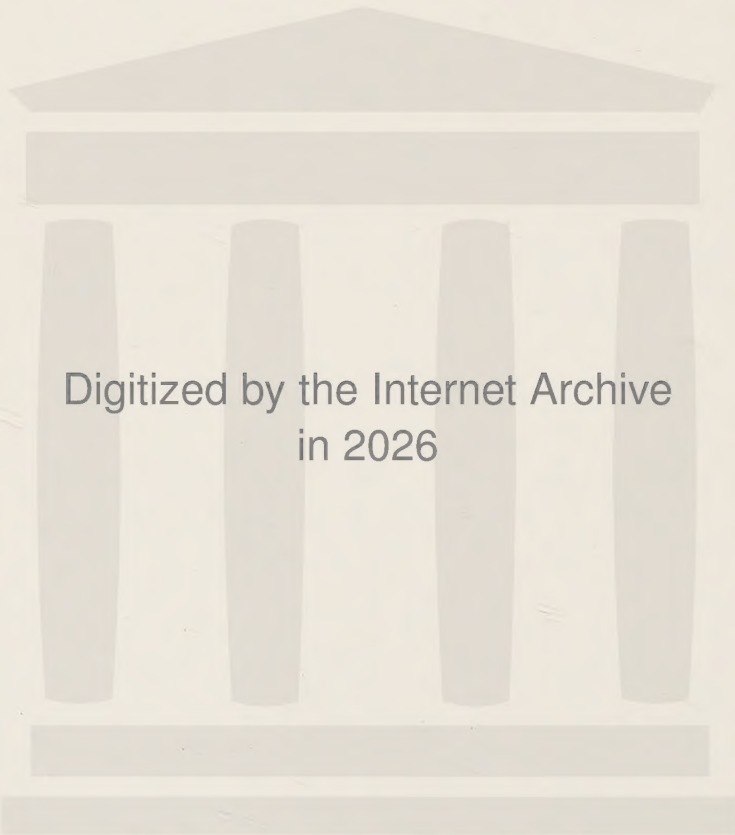
Aus dem Fachgebiet Vorratsschutz
der Justus Liebig-Universität Gießen
Leiter: Prof. Dr. W. Stein

Untersuchungen über das Wirtswahlverhalten
und die Orientierung von Sitona lineatus L.
unter besonderer Berücksichtigung olfaktorisch
und gustatorisch bedingter Verhaltensweisen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
bei dem Fachbereich Umweltsicherung
der Justus Liebig-Universität Gießen

eingereicht von
LR. Dipl.-Ing. agr. Heribert Möller
geboren in Hilders/Rhön

Gießen 1974



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546402_0027

Aus dem Fachgebiet Vorratsschutz
der Justus Liebig-Universität Gießen
Leiter: Prof. Dr. W. Stein

Untersuchungen über das Wirtswahlverhalten
und die Orientierung von Sitona lineatus L.
unter besonderer Berücksichtigung olfaktorisch
und gustatorisch bedingter Verhaltensweisen

D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung des Doktorgrades
bei dem Fachbereich Umweltsicherung
der Justus Liebig-Universität Gießen

eingereicht von
LR. Dipl.-Ing. agr. Heribert Möller
geboren in Hilders/Rhön

Gießen 1974



D e k a n : Professor Dr. G. Niese

1. Berichterstatter: Professor Dr. W. Stein
2. Berichterstatter: Professor Dr. Dr. h. c. H. Linser

Tag der mündlichen Prüfung: 30. Mai 1974

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
1. <u>Einleitung</u>	1
1.1. <u>Problemstellung</u>	1
1.2. <u>Literaturübersicht</u>	2
1.3. <u>Arbeitsziele</u>	6
2. <u>Untersuchungen zum allgemeinen Verhalten von</u> <u>S. lineatus gegenüber Wirtspflanzen</u>	8
2.1. <u>Freilandversuche während der Befallsphase</u>	8
2.1.1. <u>Der Anflug auf Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Fensterfallenversuche (1971 u. 1972))</u>	8
2.1.1.1. <u>Methode</u>	8
2.1.1.2. <u>Ergebnisse</u>	13
2.1.2. <u>Die Besiedlung von Wirtspflanzenparzellen unterschiedlicher Größe in einem Nichtwirtspflanzenbestand (Becherfallenversuch 1971)</u>	16
2.1.2.1. <u>Methode</u>	16
2.1.2.2. <u>Ergebnisse</u>	18
2.2. <u>Das Verhalten der neuen Generation während der Rückwanderungsphase im Spätsommer gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen</u>	20
2.2.1. <u>Methode</u>	20
2.2.2. <u>Ergebnisse</u>	22
2.3. <u>Das Verhalten von S. lineatus bei Kontakt mit Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Beobachtungen mit dem Binokular)</u>	27
2.3.1. <u>Methode</u>	27
2.3.2. <u>Ergebnisse</u>	28

3. <u>Wahlversuche zum geruchsbedingten Verhalten von S. lineatus</u>	31
3.1. <u>Das Wahlverhalten gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft in Abhängigkeit von dem Hungerstadium und dem Geschlecht</u>	31
3.1.1. Methode	31
3.1.2. Ergebnisse	37
3.2. <u>Das Wahlverhalten von S. lineatus gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft bei unterschiedlichen Hungerzeiten in Abhängigkeit vom Alter der Imagines</u>	40
3.2.1. Methode	40
3.2.2. Ergebnisse	41
3.3. <u>Ergänzende Analyse des wirksamen Stimulus</u>	48
3.3.1. Wirkung der Versuchsgefäße und der Feuchtigkeit	48
3.3.1.1. Methode	48
3.3.1.2. Ergebnisse	49
3.3.2. Spezifität der Erbsenduftwirkung	49
3.3.2.1. Methode	49
3.3.2.2. Ergebnisse	51
3.3.3. Die Bedeutung der Antennen als Sitz Geruchsreize vermittelnder Sensillen	54
3.3.3.1. Methode	54
3.3.3.2. Ergebnisse	55
3.3.4. Wirkungsweise des Stimulus auf S. lineatus (Einstellmechanismus)	59
3.3.4.1. Methode	59
3.3.4.2. Ergebnisse	61

	<u>Seite</u>
3.4. <u>Das Verhalten von S. lineatus gegenüber</u> <u>entfernteren Duftquellen bei stehender</u> <u>und strömender Luft (Olfaktometerver-</u> <u>suche)</u>	61
3.4.1. Versuche mit Durchlaufrohren	63
3.4.2. Versuche mit Ypsilon-Olfaktometern	63
4. <u>Wahlversuche zur Wirkung wässriger Extrakte von</u> <u>Wirts- und Nichtwirtspflanzen auf S. lineatus</u>	64
4.1. <u>Die Wirkung wässriger Extrakte von Wirts-</u> <u>pflanzen (Filterscheibentest)</u>	65
4.1.1. Methode	65
4.1.2. Ergebnisse	67
4.2. <u>Vergleich der Wirkung wässriger Extrakte</u> <u>von Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Agar-</u> <u>scheibentest)</u>	69
4.2.1. Methode	69
4.2.2. Ergebnisse	71
5. <u>Diskussion</u>	74
6. <u>Schematischer Überblick zum Wirtswahlverhalten</u> <u>von S. lineatus</u>	88
7. <u>Zusammenfassung</u>	89
8. <u>Literaturverzeichnis</u>	91

1. Einleitung

1.1. Problemstellung

Oligophage Curculioniden, die phytophag an verschiedenen Leguminosenkulturen Westdeutschlands auftreten, führen regelmäßig Ortsveränderungen aus, wie DICKLER (1968) und STEIN (1969, 1971) aufzeigen konnten.

Dieses Verhalten läßt bei den Käfern Mechanismen erwarten, mit deren Hilfe sie nach dem Verlassen eines Lebensraumes stets wieder zu ihren spezifischen Wirtspflanzen an einen anderen Ort gelangen. Besonders zwingend dürfte diese Voraussetzung für die nach STEIN (1971) als "echte Wanderer" zu bezeichnenden Arten sein. Sie wechseln nämlich zweimal im Jahr mit weitgehend allen Individuen der Population den Typ des Lebensraumes. Die neue Generation zieht im Herbst von den Leguminosen und den Grünlandflächen mit Leguminosenanteilen zu den Waldrändern und anderen Überwinterungsorten und sucht von dort aus erst im folgenden Frühjahr die Leguminosen von neuem auf.

Die Mechanismen, welche die Wahl ermöglichen, sind weitgehend unbekannt. Ein weitergehendes Verständnis der Biologie und des Verhaltens der echten Wanderer unter den Curculioniden setzt ihre Bearbeitung und Klärung voraus.

Auf die ökonomische Relevanz braucht nicht besonders hingewiesen zu werden. Wie bedeutend gerade Kenntnisse der Wirtswahl und des Orientierungsverhaltens für die Entwicklung selektiver und biozöneschonender Schädlingsbekämpfungsmaßnahmen sind, belegen hinreichend die Arbeiten von GÖTZ (1938), THORSTEINSON (1955), JERMY (1958, 1966), HASKELL (1960), KENNEDY (1965), BRAASCH (1969).

Der Rahmen des Problems, das sich mit der Klärung des Wirtswahlverhaltens stellt, läßt sich näherungsweise aus ent-

sprechenden Arbeiten mit anderen Insektengruppen abstecken. Außerdem markieren die Arbeiten Ansatzpunkte zur Lösung des speziellen Problems und sind insoweit an dieser Stelle zu erörtern.

1.2. Literaturübersicht

Das Wirtswahlverhalten (hostplant selection) umfaßt als Begriff der Verhaltenspragmatik alle Verhaltensformen, die im Zusammenhang mit der Wahl des Wirtes - der Nahrungs- und, oder, Brutpflanze - stehen. Wenn man der Klassifizierung von TEMBROCK (1971) folgt, überdeckt der Ausdruck mit hin mehrere Funktionskreise des Ethogrammes: den Funktionskreis 'Orientierung im Raum' und den Funktionskreis 'Erkundungsverhalten', die wiederum unter dem Aspekt der Nahrungspflanzenwahl dem Funktionskreis 'Nahrungserwerb' oder unter dem Aspekt der Brutpflanzenwahl dem Funktionskreis 'Fortpflanzungsverhalten' zuzuordnen sind.

Die Wirtswahl kann man sich vereinfacht als einen kontinuierlichen Prozeß vorstellen, in dem sich vielfältige Reaktionen wie die Glieder einer Kette aneinanderreihen. Er beginnt in der späten Dispersionsphase und erstreckt sich bis zur Annahme des neuen Habitates.

Zur besseren Überschaubarkeit wird die Kette häufig in mehrere Hauptabschnitte zerlegt. Sie haben bei den einzelnen Tierarten unterschiedliche Ausdehnung, wie aus dem Vergleich der Arbeiten von DETHIER (1953 u. 1954), DE WILDE (1958), THORSTEINSON (1960), DADD (1963), CARTHY (1965), SCHOONHOVEN (1968) und HSIAO (1969) hervorgeht.

Hiernach können grob zusammengefaßt folgende Hauptglieder der Modellketten unterschieden werden:

1. Phase der Appetenz: Sie ist gekennzeichnet durch eine gesteigerte Aktivität und durch die Senkung der Schwellenwerte für Reize, die von den Pflanzen ausgehen. Am Ende der Phase, bei Empfang des adäquaten Reizes (Stimulus der Wirtspflanze), nimmt die Aktivität wieder ab (foodplant-perception nach THORSTEINSON (1960), random searching und biting nach DE WILDE (1958)).
2. Phase der Orientierung zur Pflanze hin: Hierbei lassen sich oft zwei Abschnitte unterscheiden, nämlich eine Phase der Grundorientierung nach Licht und Schwerkraft sowie eine Phase der durch pflanzliche Faktoren gerichteten Orientierung (final orientation nach DETHIER (1954)), die meist nur in naher Distanz (short range) stattfindet. In diesen Abschnitt dürfte zumindest der Beginn des Vorganges des 'Erkennens' (recognition of host plant) einzuordnen sein, der als Prozeß abgestufter, fortschreitender Identifikationsgenauigkeit mit der Annahme der Wirtspflanze (4. Phase) abgeschlossen wird.
3. Phase des Erkennens der Wirtspflanze:
Mit dem Erreichen der Pflanze können entscheidende Mechanismen des Nahkontaktes, wie Probebisse (biting response nach DETHIER (1954)), die Kenntnis von dem Objekt vervollständigen, d. h. das 'Erkennen' in seiner Genauigkeit verstärken (recognition nach THORSTEINSON (1960) und HSIAO (1969)) und den Übergang zur vierten Phase freigeben.
4. Phase der Annahme: Sie wird am augenfälligsten durch den Beginn und das Fortsetzen des Fressens gekennzeichnet (continued feeding nach DETHIER (1954), feeding nach SCHOONHOVEN (1968) initiation and continuation of feeding nach HSIAO (1969)).

Der Ablauf des geschilderten kettenartigen Prozesses vollzieht sich im Zusammenspiel von inneren (zentralnervösen Faktoren, Wahrnehmungen propriozeptiver Sinnesorgane, Hormonen) und äußeren Faktoren - Reizfeldern. Dabei können die äußeren Faktoren als stimmungsbedingende und als auslösende Faktoren wirken. Die äußeren Faktoren brauchen infolge der begrenzten Leistungsfähigkeit und der Filterwirkung der Sinnesorgane keineswegs identisch mit der Gesamtheit der Umweltfaktoren zu sein. Unter den wahrnehmbaren Reizen ist wiederum nur ein kleiner Teil reizauslösend (Schlüsselreize). Von den unterschiedlichen Reizmodalitäten der Pflanzen - physikalische (mechanische und optische), chemische (geruchliche und geschmackliche) - wird den chemischen die entscheidende Bedeutung bei den monophagen und oligophagen Insekten zugeschrieben (DETHIER (1953), THORSTEINSON (1960), KENNEDY (1965), SCHOONHOVEN (1968)). Sie sollen jedoch meist nur über kürzere Distanzen wirken. Insekteneigene Wirkstoffe, Pheromone nach KARLSON und LÜSCHER (1959) oder Telergone nach KIRSCHENBLATT (1959), die als chemische Auslöser intraspezifischer Reaktionen in diesem Zusammenhang ebenfalls Bedeutung erlangen können, müssen bei der vorliegenden Arbeit unberücksichtigt bleiben.

Visuelle Reize wirken dagegen über eine größere Distanz, wie THORSTEINSON (1960) und CHARTY (1965) mit Beispielen belegen. Die Orientierung nach ihnen gilt aber allgemein nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen für zu unspezifisch, als daß sie die Grundlage des bekannten feinsinnigen Unterscheidungsvermögens für Wirtspflanzen bei den Insekten darstellen könnten. (Die Bezeichnungen 'kürzere' und 'weitere Distanz' unterteilen lediglich den Bereich der 'Nahorientierung' im Sinne von FRISCHS (1965)).

Die stoffliche Grundlage der chemischen Stimuli können, wie die Arbeiten von THORSTEINSON (1960), KENNEDY (1965), DETHIER (1966) und HSIAO (1969) u. a. darlegen, sowohl

primäre Nährstoffe (Zucker, Aminosäuren u.s.w.) als auch sekundäre Pflanzenstoffe sein.

Ordnet man sie nach der Wirkung, die sie auf das Verhalten der Tiere ausüben, so lassen sich nach DETHIER (1960, 1970) folgende Stimulatorengruppen unterscheiden:

- attractants: Stoffe, die bei Insekten orientierte Bewegungen auf ihre Quelle verursachen
- arrestants: Stoffe, die eine Aggregation bewirken
- stimulants: Stoffe, die Eiablage oder Fraß initiieren
- repellents: Stoffe, die orientierte Bewegungen weg von der Quelle auslösen
- deterrents: Stoffe, die Fraß und Eiablage hindern.

Eine umfangreiche Erklärung dieser Begriffe mit Beispielen findet man bei BRAASCH (1969). Die Grenzen des Begriffssystems zeigte KENNEDY (1965) auf.

Der verschiedenartigen Wirkung der Stimuli entsprechen bestimmte Einstellungen oder Orientierungsmechanismen der Insekten. Grundsätzlich kann man nach KENNEDY zwischen zwei Arten unterscheiden:

1. zum Ziel (Pflanze) direkt ausgerichtete Bewegungen
- Taxisbewegungen
2. zum Ziel (Pflanze) nicht unmittelbar ausgerichtete Bewegungen, die aber bewirken, daß letztlich doch mehr Tiere am Wirt als am Nichtwirt angetroffen werden - Kinesen. Wird dabei die Aktivität ungerichteter Körperbewegungen mit zunehmender Entfernung vom Vorzugsbereich gesteigert, so liegt eine Orthokinese vor. Dagegen handelt es sich um eine Klinokinese, wenn das Vorzugsgebiet im Reizgefälle durch Versuchs- und Irrtumsbewegungen gefunden wird.

Ausführliche Darstellungen der Klassifizierung von Orien-

tierungsmechanismen geben SCHWINCK (1954) und TEMBROCK (1971). Ob die Kinesen bereits zum Orientierungsverhalten zu rechnen sind oder nicht, ist hier ohne Interesse. Hierzu kann auf die Arbeit von KENNEDY (1965) verwiesen werden.

1.3. Arbeitsziele

Zu dem grob umrissenen Komplex liegen für die phytophagen Curculioniden, die im Gebiet Mittelhessens auftreten, nur zwei Arbeiten vor. Beide befassen sich mit dem Graulinier-ten Blattrandkäfer Sitona lineatus L.. HANS (1959) konnte in Laboratoriumsversuchen bei S. lineatus eine Geruchsorientierung nicht nachweisen und zur Farborientierung kein sicheres Urteil abgeben. Wie die Autorin vermutet, bleibt das Auffinden der Brutpflanze dem Zufall überlassen. DICKLER (1968) schließt dagegen aus seinen Beobachtungen bei S. lineatus auf ein Auswahlvermögen und einen gerichteten Flug zur Erbse, der spezifischen Wirtspflanze.

Der dargelegte Sachverhalt bestimmte die beiden Hauptziele der Arbeit:

1. das Studium des allgemeinen Verhaltens von S. lineatus in verschiedenen Entfernungen gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen bei möglichst natürlichen Bedingungen unter aufmerksamer Beachtung möglicher Einpeilungspunkte,
2. das Überprüfen des geruchsbedingten Verhaltens im Laboratorium durch kontrollierte Reizung der Chemorezeptoren in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren.

Zu ihrer Verwirklichung schien es zweckmäßig, von eng begrenzten Ansatzpunkten, wie den folgenden Fragen, auszugehen:

1. Wie verhalten sich die Anflugdichten von S. lineatus

an der Grenze von Wirtspflanzenparzellen und von Nichtwirtspflanzenparzellen während der Befallsphase?

2. Wie besiedelt S. lineatus unterschiedlich große Wirtspflanzenparzellen, die in einem Nichtwirtspflanzenbestand verteilt sind?
3. Wie verhalten sich im Spätsommer antwortbereite Tiere beim Lauf durch einen Bestand alternierender einzelnstehender Wirts- und Nichtwirtspflanzen?
4. Wie verhält sich S. lineatus, wenn er antwortbereit ist, bei unmittelbarem Kontakt mit Nichtwirtspflanzen und Wirtspflanzen?
5. Wie reagiert S. lineatus gegenüber einem stehenden Duftfeld in Abhängigkeit vom Hungerstadium, Geschlecht und Alter?
6. Wie läßt sich der relevante Stimulus im Vergleich zu dem anderer Pflanzen und nach der bei S. lineatus bewirkten Verhaltensweise genauer charakterisieren?
7. Welches Wahlverhalten zeigt S. lineatus bei weiterer Distanz von einer Duftquelle in stehender und bewegter Luft?
8. Welche Verhaltensweisen lösen wässrige Extrakte von Wirts- und Nichtwirtspflanzen aus?

2. Untersuchungen zum allgemeinen Verhalten von
 S. lineatus gegenüber Wirtspflanzen

2.1. Freilandversuche während der Befallsphase

2.1.1. Der Anflug auf Wirts- und Nichtwirtspflanzen
 (Fensterfallenversuche 1971/72)

Fernwirkungen von Wirtspflanzen auf fliegende Insekten, die zur gerichteten Orientierung befähigt sind, müssen an der Grenze zwischen Wirts- und Nichtwirtspflanzen zu höheren Anflugdichten führen als an der Grenze zwischen Nichtwirtspflanzen zu Nichtwirtspflanzen. Mithin konnte ein erster Anhalt über Fernwirkungen von Wirtspflanzen auf S. lineatus über die Erfassung seiner Anflugdichten an der Grenze von Wirts- und Nichtwirtspflanzen erwartet werden.

2.1.1.1. Methode

Auf der Nord-Südachse von Flächen des Versuchsfeldes des Institutes für Phytopathologie in Gießen wurden jeweils 2 Quadrate mit der Seitenlänge von 20 Metern abgesteckt. Ihr Abstand betrug 35 m im Jahr 1971 und 20 m im Jahr 1972. Das eine wurde mit Erbsen (Späths Violetta) und das andere sowie der übrige Teil des Feldes mit Hafer (Flämingskrone) bestellt. Der gesamte Haferschlag war im ersten Jahr 125 m lang und 38 m breit, 1972 betrugen die entsprechenden Maße 78 m und 45 m.

Auf den vier Randseiten der quadratischen Parzellen wurden je zwei Fensterfallen so aufgestellt, daß sie fünf Meter von den Parzellenecken entfernt waren und untereinander einen Abstand von zehn Metern hatten.

Die Fallen bestehen, nach einer Bauweise von STEIN (1970), aus einer 1 x 0,5 m großen und 0,6 cm dicken Scheibe, einer daruntersitzenden Rinne mit Trennwand (0,15 m breit,

1,10 m lang; außen grün, innen gelb) sowie einem Rahmen-
gestell, das, 1 m aus dem Boden herausragend, die Rinne
und die Scheibe trägt (Abb. 1 u. 2).

Außerdem wurden pro Parzelle 5 Becherfallen (Gläser mit
Öffnungsdurchmesser von 4,5 cm, 10 cm hoch) eingegraben.
Sie enthielten mit Pril entspanntes Wasser.

Die Kontrolle der Fensterfallen erfolgte täglich, die
der Becherfallen wöchentlich.



Abb. 1: Fensterfallen-Versuch - Gesamtansicht



Abb. 2: Fensterfallen-Versuch - Teilansicht mit Erbsenparzelle

Tabelle 1: Anflug von *Sitona lineatus* auf eine Erbsen- und eine Haferparzelle in einem Haferbestand - nach Ergebnissen von Fängen mit Fensterfallen. Frühjahr 1971

Zeitraum	H a f e r		B r a c h e		E r b s e n	
	Entwicklungs- stadium	Anzahl der gefangenen Tiere	Entwicklungs- stadium	Anzahl der gefangenen Tiere	Entwicklungs- stadium	Anzahl der gefangenen Tiere
15.4.71 - 25.4.	7 cm Keimblätter	305		291	---	---
26.4. - 8.5.	9-10 cm 2-3 Blätter	33		---	Keimblätter - Ø 10 Blätter	42
9.5. - 21.5.	14 cm 5 Blätter	27		---	16-18 Blätter 3 Verzweigungen	74
22.5. - 21.6.71	40 cm Rispen ge- schoben	0		---	60 Blätter 5-6 Verzwei- gungen	0
Summe d. Fänge seit dem Auflau- fen der Erbsen		60		---		116

Tabelle 2: Anflug von *Sitona lineatus* auf eine Erbsen- und eine Haferparzelle in einem Haferbestand - nach Ergebnissen von Fängen mit Fensterfallen. Frühjahr 1972

Zeitraum	H a f e r		E r b s e n	
	Entwicklungsstadium	Anzahl der gefangenen Tiere	Entwicklungsstadium	Anzahl der gefangenen Tiere
15.4.72 - 25.4.	9-12 cm 2-3 Blätter	0	4-6 cm 7-11 Blätter 2 Verzweigungen	0
26.4. - 8.5.	12-31 cm 3-5 Blätter	151	6-15 cm 11-38 Blätter 2-6 Verzweigungen	364
9.5. - 21.5.	31-40 cm 5-6 Blätter	3	15-25 cm 38-52 Blätter 6-12 Verzweigungen	7
22.5. - 6.6.72	40-72 cm 6 Blätter	9	25-56 cm 52-85 Blätter 12-21 Verzweigungen	23
Summe der Fänge vom 26.4.-21.6.72		163	-	394

2.1.1.2. Ergebnisse

In der Befallsphase im Frühjahr 1971 wurde ab Mitte April zunächst der Anflug von S. lineatus auf eine Haferfläche (grün) und auf eine Parzelle ohne grünen Bestand (Parzelle vor dem Aufgang der Erbsen, braun) kontrolliert. Es ergeben sich hierbei für beide Flächen annähernd gleichhohe Fangergebnisse (Tabelle 1). Nach dem Aufgang der Erbsen waren in den Fallen des Erbsenstückes nahezu doppelt soviel Imagines S. lineatus vorzufinden wie in denjenigen der Haferparzelle.

Die Wiederholung des Versuches im Jahr 1972 brachte wiederum bei den Fallen vor der Erbsenparzelle deutlich größere Fänge als an denjenigen vor der Haferfläche (Tab. 2). Die hierdurch angedeutete höhere Flugdichte am Rand der Erbsenparzelle läßt sich als Ausdruck eines gerichteten Anfluges bewerten.

Die Resultate der Becherfallenfänge, die auf den gleichen Parzellen parallel zu den Fensterfallenfängen durchgeführt worden sind, spiegeln die Bewegungsaktivität der Tiere auf der Bodenoberfläche der Parzellen wider (Tab. 3 u. 4). Zunächst zeigt sich, daß in keinem der beiden Versuche eine Bewegungsaktivität auf dem Boden der Haferparzellen nachzuweisen war. Ferner macht ein Vergleich mit den Fensterfallenfängen deutlich, daß das Maximum der Anflugdichte zeitlich vor dem der Bewegungsaktivität an der Bodenoberfläche liegt, ein Sachverhalt, der die bekannte Bedeutung der Besiedlung durch Flug betont.

Das rasche Abklingen der Bewegungsaktivität auf der Erbsenparzelle 1971 dürfte auf die kühle Witterung Ende Mai zurückzuführen sein.

Tabelle 3: Besiedlung einer Erbsen- und Haferparzelle in einem Haferbestand durch
Sitona_lineatus nach Becherfallenfangergebnissen im Frühjahr 1971
(Fallen am 3.5.1971 eingegraben)

Beschreibung der Varianten		<u>S. lineatus</u> gefangen pro Variante zu den einzelnen Terminen							
Var.	Größe Bestand	Geschl.	10.5.	17.5.	24.5.	2.6.	7.6.	14.6.	21.6. Summe
I	400 qm Hafer	♀	0	0	0	0	0	0	0
		♂	0	0	0	0	0	0	0
II	400 qm Erbsen	♀	0	10	16	2	1	1	0 30
		♂	0	30	44	8	8	4	0 94

Tabelle 4: Besiedlung einer Erbsen- und Haferparzelle in einem Haferbestand durch Sitona lineatus nach Becherfallenfangergebnissen im Frühjahr 1972 (Fallen am 10.4.72 eingegraben)

Beschreibung der Varianten		<u>S. lineatus</u> gefangen pro Variante zu den einzelnen Terminen												
nr.	Größe	Bestand	Geschl.	17.4.	24.4.	2.5.	8.5.	17.5.	23.5.	29.5.	5.6.	12.6.	19.6.	Summe
I	400 qm	Hafer	♀	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			♂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II	400 qm	Erbsen	♀	0	0	1	9	24	12	10	26	14	12	108
			♂	0	0	1	14	20	6	5	30	16	13	105

2.1.2. Die Besiedlung von Wirtspflanzenparzellen unterschiedlicher Größe in einem Nichtwirtspflanzenbestand (Becherfallenversuch)

Weiteren Einblick in das Wirtswahlverhalten versprach die Klärung der Frage, ob sich für Wirtspflanzenparzellen eine Mindestgröße abgrenzen läßt, unterhalb deren eine Besiedlung durch S. lineatus nicht mehr eintritt.

2.1.2.1. Methode

In einem Roggenbestand wurden in dreifacher Wiederholung Erbsenparzellen (Späths Violetta) zunehmender Größe (0,06 qm = Variante I, 0,25 qm = Variante II, 1,0 qm = Variante III und 4,0 qm = Variante IV) angelegt und drei Roggenparzellen in der Größe von 1,0 qm (= Variante 0) als Kontrollflächen abgesteckt.

Während der Hauptbefallsphase im Frühjahr sollte dann festgestellt werden, ob S. lineatus die verschieden großen Teilstücke besiedelt.

Das Roggenfeld war knapp 0,5 ha groß (84 x 50 m), die fünf Varianten einer Wiederholung folgten in zufälliger Verteilung in der Nordsüdachse des Schlages aufeinander (gegenseitiger Abstand 15 m, Distanz von Längs- und Querrand des Feldes 7,5 m).

Die Anzahl der Becherfallen betrug bei der Variante (V.) V. 0 = 4, bei der V. I = 1, bei der V. II = 2, bei der V. III = 4 und bei der V. IV = 8. Die Fallen wurden jeden vierten Tag kontrolliert.

Auf den Erbsenparzellen (V. I - V. IV) war die Zahl der Drillreihen mit der der Becherfallen identisch. Zum Erfassen der Fraßaktivität von S. lineatus wurden bei den einzelnen Varianten jeweils pro Drillreihe 5 Pflanzen auf Fraßstellen untersucht. Die Gesamtzahl der erfaßten Pflanzen belief sich mithin bei den Varianten 0, I, II, III, IV auf

20, 5, 10, 20, 40 Pflanzen. Die Abstände zwischen den Auszählungen erweiterten sich mit fortschreitenden Pflanzenwachstum von einem auf zwei und drei Tage. Die Ergebnisse (Durchschnittswerte von drei Wiederholungen) gibt die Abbildung (3) wieder.

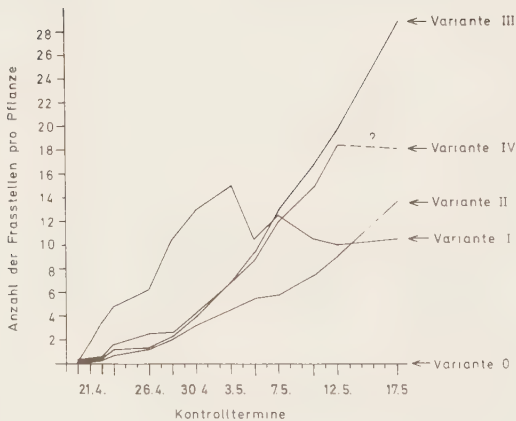


Abb. 3: Besiedlung verschieden großer Erbsenparzellen (I = 0,06 qm, II = 0,25 qm, 0 (= Kontrollparzelle - Roggen) u. III = 1,00 qm, IV = 4,00 qm) in einem Roggenbestand, gemessen am Kennwert 'Fraßstellen' pro Pflanze.

2.1.2.2. Ergebnisse

Die Anzahl der Fraßstellen pro Pflanze stieg in der Be-fallsphase 1971 auf allen im Roggenschlag verteilten Erb-senparzellen rasch an. Dagegen blieb die im Roggenbestand abgegrenzte Roggenparzelle (0 - Kontrolle) unberührt (Abb. 3). Sitona lineatus findet also zu allen Wirtspflan-zenparzellen der hier überprüften Größen hin.

Die relativ rasch ansteigende Fraßstellenzahl auf der kleinsten Parzelle dürfte mit der hier vorhandenen klei-nen Pflanzenzahl im Zusammenhang stehen.

Eine Bewegungsaktivität von S. lineatus auf dem Boden war im Vergleich dazu anfangs nur bei den größeren Parzellen nachweisbar (Tab. 5). Sie setzte außerdem später ein als die Fraßaktivität.

Das rasche Absinken der Bewegungsaktivität muß auch hier auf die kühle Witterung Ende Mai zurückgeführt werden. Von Bedeutung ist die Tatsache, daß S. lineatus nicht in den Becherfallen der Kontrollflächen angetroffen werden konnte, obwohl in den gleich großen Erbsenparzellen 28 Käfer in die Falle gingen.

Zeile 5: Besiedlung verschieden großer Wirtspflanzenparzellen in einem Nichtwirtspflanzenbestand durch S. lineatus nach Becherfallenfangergebnissen im Frühjahr 1971

Varianten		Anzahl der gefangenen <u>S. lineatus</u> (ϕ aus 3 Wiederholungen)												
τ .	Größe	Bestand	Geschl.	22.4.	26.4.	30.4.	4.5.	9.5.	13.5.	17.5.	21.5.	25.5.	2.6.	7.6. Summe
O 1,00 qm Roggen			♀ ♂	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0
I 0,06 qm Erbsen			♀ ♂	--	--	--	--	--	--	--	0,33	--	--	0,33
II 0,25 qm Erbsen			♀ ♂	--	--	--	--	--	1	1	--	1	--	3
III 1,00 qm Erbsen			♀ ♂	--	1	--	1	3	3	3	2	--	2	15
IV 4,00 qm Erbsen			♀ ♂	--	--	--	1	1	1	2	5	1	1	13
			♀ ♂	--	1	2	2	8	8	4	6	3	2	36
			♀ ♂	--	--	2	2	9	6	7	9	3	3	42

2.2. Das Verhalten der neuen Generation während der Rückwanderungsphase im Spätsommer gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Einzelpflanzen)

Mit dem Absterben der Pflanzen verläßt die neue S. lineatus-Generation die Erbsenschläge. Sie ist anschließend bis Ende September an Rotklee anzutreffen.

Es galt mithin zunächst zu beobachten, wie sich die Käfer in dieser Phase unter normalen Bedingungen gegenüber Rotklee verhalten. Da hierbei gleichzeitig Hinweise für Rückschlüsse auf Orientierungsarten der Rüsselkäfer aufzuspüren waren, wurden Nichtwirtspflanzen und geblendete Tiere in die Beobachtungsanordnung einbezogen. (Versuch 1970 - Verhalten von S. lineatus gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen; Versuch 1971 - Vergleich des Verhaltens geblendeter Blattrandkäfer mit dem Verhalten unbehandelter Tiere gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen).

2.2.1. Methode

Auf einer quadratischen Fläche (Größe: 1 qm) wurden 12 Rotklee- (*Trifolium pratense*) und 12 Franzosenkrautpflanzen (*Galinsoga parviflora*) in bestimmter Weise alternierend (Abb. 4) mit einem gegenseitigen Abstand von 20 cm angepflanzt. In der Mitte blieb ein Quadrat von 40 x 40 cm frei. Diese Stelle diente als Aussetzungsort für die Käfer. Beide Pflanzenarten befanden sich kurz vor der Blüte. Über die beschriebene Parzelle wurde ein Käfig ohne Boden gestülpt. Seine 50 cm hohen Seitenwände und der abnehmbare Deckel bestanden aus engmaschiger Kunststoffgaze. Die Versuchstiere stammten von Erbsen- und Rotklee Flächen des Versuchsfeldes, sie wurden in der in Abschnitt 3.1.1. (S. 31) beschriebenen Weise gehalten und vor dem Versuch verschieden lang ohne Nahrung gelassen. 1970 waren es 3-7 Tage und 1971 12-21 Tage.

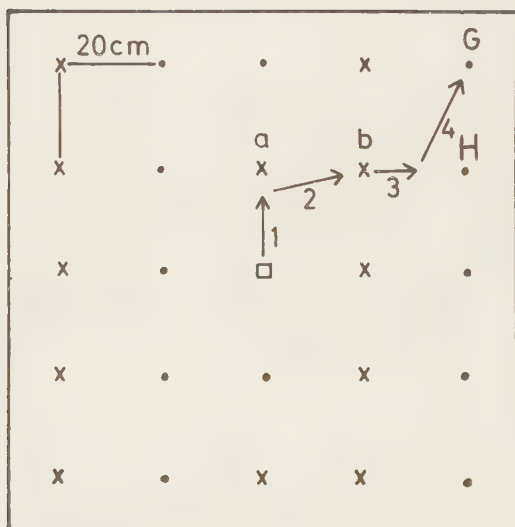


Abb. 4: Laufspur eines normalen S. lineatus
(Nr. 10, Männchen)
x = Nichtwirtspflanze (Franzosenkraut)
• = Wirtspflanze (Rotklee)
□ = Start

Die Tiere gehörten der neuen Generation an und waren im Juli - August 1970 bzw. 1971 geschlüpft.

Zur Blendung der Tiere, die für die Versuche im September 1971 nötig waren, wurde pastellfarbener Nagellack (Pastell 38 Sans Soucis) verwendet. Er sollte zur Aufrechterhaltung der Laufaktivität Licht in einem gewissen Maße durchlassen, das Farb- und Formsehen jedoch verhindern.

Der Nagellack ließ sich mit Insektennadeln als glatte Kappe auf die Augen auftragen.

Tiere, bei welchen Nagellack auf die Antennen oder Beine geriet, kamen nicht in den Versuch. Der Zeitraum zwischen Behandlung und Test betrug eine Stunde bis sechs Tage. Vor und nach jedem Lauf wurde die Qualität der Augenklappen (fester Sitz, vollkommene Abdeckung der Augenoberfläche) mit dem Binokular kontrolliert.

Zu Beginn der einzelnen Beobachtung wurden an der Bodenoberfläche die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit gemessen. Die Einzeltierbeobachtungen von 1970 fanden Ende August bis Anfang September kurz vor Sonnenuntergang oder - an Tagen mit bedecktem Himmel - zu verschiedenen Tageszeiten statt.

Die Beobachtungen im folgenden Jahr (1971) wurden in der ersten Septemberhälfte vor- und nachmittags durchgeführt. Hierbei wurde der Lauf des einzelnen Tieres zugleich mit den Standorten der Pflanzen der Versuchsparzelle auf einem Protokollblatt skizziert und durch Laufzeiten sowie Ruhepunkte charakterisiert. Es folgten stets behandelte und unbehandelte Tiere abwechselnd aufeinander.

2.2.2. Ergebnisse

Stellvertretend für 19 Beobachtungsergebnisse von einzelnen laufenden Tieren im Herbst 1970 soll hier zunächst ein Protokoll vom 21. 8. 70 wiedergegeben werden:

Protokoll Nr. 10

(Tier Nr. 10, S. lineatus, Hungerstadium 5 Tage, Himmel halb bedeckt, relative Luftfeuchtigkeit = 78 %, Temperatur 21°C. Den Pfad des Tieres gibt die Abb. (4) wieder; große Buchstaben bezeichnen Standorte von Wirtspflanzen, kleine die von Nichtwirtspflanzen).

Das Tier läuft in Richtung Nichtwirtspflanze (a), wendet sich nach (b), erklimmt (b), und zwar einen Seitentrieb, sitzt 7 Sekunden auf einem Blättchen an der Spitze, steigt auf das nächst niedere Blatt herab, gelangt auf ein noch tiefer stehendes, sitzt nun rittlings am Rand, bewegt die Fühler und läuft am Haupttrieb des Franzosenkrautes hinab. Der Käfer gleitet ab, fällt in ein Erdloch, steigt wieder hoch, wendet sich nach der Wirtspflanze (H). Auf halber Strecke dorthin richtet er sich nach (G). Das Tier erklimmt ein unteres Blatt und frißt, ohne länger mit den Fühlern das Blatt zu betasten.

Diese Beobachtung, wie auch alle übrigen vom Herbst 1970, lassen drei Besonderheiten im Verhalten erkennen:

1. In einem Pflanzenbestand, wie dem oben beschriebenen, meidet S. lineatus keineswegs die Nichtwirtspflanze (Franzosenkraut) bereits aus einer gewissen Distanz.
2. Die Tiere laufen auf Nichtwirtspflanzen - mit vibrierenden Antennen - unruhig alle Teile ab, oft mehrere Male hintereinander. Früher oder später verlassen sie die Nichtwirtspflanze wieder im Flug oder zu Fuß, je nach den Witterungsbedingungen (Temperatur, Luftbewegung).
3. Nach dem Auftreffen auf eine Wirtspflanze verharren die Blattrandkäfer abrupt, meist bereits auf dem ersten erreichten Blatt, und beginnen zu fressen.

Diese Resultate werden auch durch die Beobachtungen im September 1971 bestätigt und durch den Vergleich der Laufspuren normaler Tiere mit solchen geblendeter Tiere verdeutlicht: Ungeblendete Tiere laufen auffallend geradlinig Pflanzen jeder Art an. Dagegen bewegen sich geblendete kreisförmig mit schleifenartigen Wendungen (Winkel größer als 90 Grad, siehe Abb. 5 u 6).

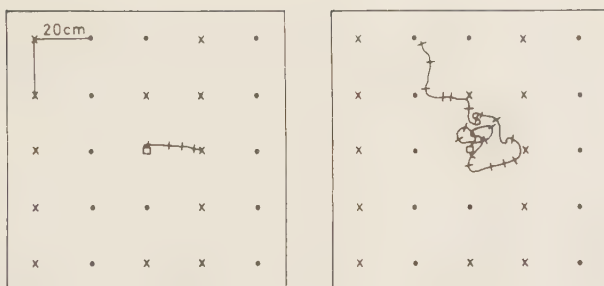


Abb. 5: Vergleich der Laufspuren unbehandelter und geblendeter Tiere
 Linker Bildteil: Unbehandeltes Männchen (Nr. 45)
 Rechter Bildteil: Geblendetes Männchen (Nr. 46)
 x = Nichtwirtspflanze (Franzosenkraut) ■ = Start
 . = Wirtspflanze (Rotklee) I Ruhepunkte

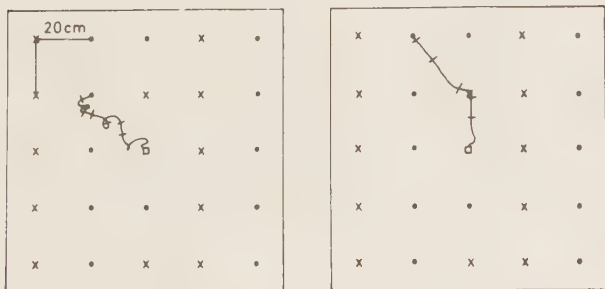


Abb. 6: Vergleich der Laufspuren geblendeter und entblendeter Tiere
 Linker Bildteil: Geblendete Männchen (Nr. 3)
 Rechter Bildteil: Dasselbe Männchen nach Entblendung
 (Zeichenerklärung bei Abb. 5)

Abbildung 6: Verhalten normaler und geblendeter Imagines von S. lineatus während der Rückwanderungsphase in einem Bestand alternierender Wirts- und Nichtwirtspflanzen.

W = Wirtspflanze, NW = Nichtwirtspflanze, E = beliebige Erhebung, O = alle Läufe, die nach 10 Minuten Beobachtungsdauer nicht an W, NW, E endeten.
Schleife = Linie mit Winkeln 90°. (Ergebnisse der Käfigbeobachtungen 1971)

Zustand der Tiere	Anzahl u. Geschlecht	Verhalten							benötigte Zeit bis Ziel in Min.
		Form d. Laufspurenbildes		Ziel des Laufes					
		Gerade (G)	Schleife (Sch)	G+Sch	W	NW	E	O	
normal	20 ♀	19		1	8	11	1		2,2 = ∅ von 20 Werten
geblendet	20 ♀		20		2	1		17	5,6 = ∅ von 3 Werten
normal	20 ♂	19		1	6	13		1	3,2 = ∅ von 19 Werten
geblendet	20 ♂		20		6	1		13	7,1 = ∅ von 7 Werten
geblendet	5 ♀		5		2			3	7,5 = ∅ von 2 Werten
entblendet	5 ♀	5			3	2			3,2 = ∅ von 5 Werten
geblendet	5 ♂		5		1	1		3	5 = ∅ von 2 Werten
entblendet	5 ♂	5			2	3			2,7 = ∅ von 5 Werten

Wie aus der zusammenfassenden Übersicht hervorgeht (Tab.6) treffen die Käfer, die sich optisch orientieren können, häufiger auf Pflanzen als es geblendeten gelingt. Schließlich erreichen sie diese Ziele auch in kürzeren Zeitspannen.

Der höhere Zeitbedarf der behandelten Tiere darf allerdings zunächst nicht alleine im Zusammenhang mit dem Orientierungsmechanismus gesehen werden. Es ist zu berücksichtigen, daß die Pastellfarbe die Helligkeit vermindert und dadurch die Aktivität der Käfer reduziert. Nach dem Entfernen der Augenkappen verhielten sich die Tiere im Laufversuch wieder wie ungeblendete (Abb. 6). Außerdem ließen sich nach Abnahme der Augenblendkappen keine strukturellen Veränderungen an der Augenoberfläche erkennen.

Hieraus wird erkennbar, daß die optische Orientierung für S. lineatus während seines Aufenthaltes im Rotkleebestand (Rückwanderungsphase im Spätsommer und Frühherbst), wenn er sich von Pflanze zu Pflanze bewegt, eine ganz wesentliche Bedeutung hat.

Im engeren Kontakt mit dem erreichten Objekt scheinen dann - vermutlich nach chemorezeptorischer Wahrnehmung - speziellere Informationen zu erfolgen, die z. B. auf der Nichtwirtspflanze zu einer hohen Bewegungsaktivität führen und die auf der Wirtspflanze die Bewegungen schlagartig vermindern und u. a. den Fraß beginnen lassen.

2.3. Das Verhalten von S. lineatus bei Kontakt mit Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Beobachtungen mit dem Binokular)

Laufende Käfer verhielten sich, wie die Beobachtungen im Freiland (Käfigversuche 1970/71) ergaben, in der Distanz gegenüber Wirts- und Nichtwirtspflanzen gleich; auf der Wirtspflanze kurz nach dem Auftreffen andersartig als auf der Nichtwirtspflanze (Franzosenkraut): Hier liefen sie alle Pflanzenteile ab, ohne daß ihre Bewegungsaktivität nachließ, auf der Wirtspflanze hielten sie meist schon am ersten Blatt in ihrer Bewegung inne und begannen zu fressen.

Ob diesem unterschiedlichen Verhalten jeweils eine Berührung des Blattes mit den Antennen und - oder - den Mundwerkzeugen vorausgegangen war, konnte mit bloßem Auge bei den angeführten Versuchen nicht festgestellt werden.

Ein Überblick über die Beteiligung der verschiedenen Organe und über ihre Kontaktnähe zum Objekt ließ jedoch gewisse Rückschlüsse auf die Art des entscheidenden Stimulus erwarten. (Geruch bei Ausbleiben des Berührungskontaktes, Geschmack bei Probebiß).

Außerdem wurde der Kenntnis der einzelnen Verhaltensschritte von der Ankunft an den Pflanzen bis zum Fressen insofern Bedeutung zugemessen, als sie wichtige Ansatzpunkte für ein detaillierteres Eindringen in das Wahlverhalten versprach. Deswegen sollten die Tiere bei nahem Kontakt zu Wirts- und Nichtwirtspflanzenorganen unter dem Binokular beobachtet werden.

2.3.1. Methode

Je ein Erbsen- und Haferblatt wurden hintereinander so zwischen zwei Objektträger geklemmt, daß ihre Spitzen etwa 2-4 mm den Längsrand der zusammengelegten Objektträger überragten. Eine Stativklemme hielt die Objektträger - wie ein Stiel sein Blatt - in natürlicher Stellung unter dem Binoku-

lar fest. Eine Punktlampe beleuchtete die Anordnung seitlich von oben. Die auf dem unteren Teil des Objektträgerlängsrandes ausgesetzten Tiere liefen an dem Rand entlang, kamen so zunächst zum eingespannten Haferblatt, dann zum Erbsenblatt.

Die Anordnung stand in einer Dunkelkammer, die Raumtemperatur betrug etwa 20°C bei einer Luftfeuchtigkeit von 60 %.

Die Erbsen (Sorte: Kleine Rheinländerin) befanden sich im Siebenblatt - Stadium, der Hafer (Sorte: Flämingsgold) im Drei-Vierblatt-Stadium.

Die Versuchstiere waren Ende Juli und Anfang August 1971 im Freiland gefangen und während des Winters im Laboratorium gehalten worden. Für die Beobachtungsversuche, die ab Ende Januar bis Mitte Mai 1972 stattfanden, wurden sie in Hungerstadien von 1-21 Hungertagen versetzt.

2.3.2. Ergebnisse

Auf die Nicht- und Wirtspflanzenblätter reagierten die Tiere zu dieser Zeit meist erst nach dem 14. Hungertag, einige jedoch auch schon nach 7-14 Hungertagen.

Antwortbereite Tiere zeigten gegenüber dem Haferblatt verschiedene Verhaltensweisen:

1. Die einen liefen an dem Haferblatt vorbei, meist mit vibrierenden, parallel nach vorne gestreckten Antennen, und nahmen keinen Kontakt mit dem Blatt auf.
2. Andere betasteten das Haferblatt mit den Antennen oder mit den Antennen und Palpen.
3. Die übrigen reagierten zunächst wie die zweite Gruppe. Sie setzten sich aber dann mitunter rittlings auf den Rand des Haferblattes, klemmten den Blattrand locker zwischen die Mandibeln, rieben mit den zusammengekniffenen Mandibeln ein kurzes Stück an der Blattunter- und -oberseite, so daß kleine Dellen entstanden, über die sie

anschließend mit den Palpen hinwegstrichen. Sie verließen danach das Blatt, ohne es an irgendeiner Stelle angebissen zu haben.

Bei den Erbsenblättern ließen die Käfer folgendes Zusammenspiel der beiden Organe erkennen:

1. Ansatz zum ersten Biß des ersten Bogens:

Die Antennen vibrieren - parallel nach vorne gestreckt - wenn die Tiere das Blatt erreichen. Sie schließen sich und klemmen den Blattrand zwischen sich ein und betrommeln ihn.

Dabei setzen sich die Tiere meist schon rittlings auf den Blattrand, die Palpen werden sichtbar.

(Ob Rittsitz auch ohne Betrommeln eingenommen wird, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, da die Bewegungen schnell aufeinanderfolgen).

2. Bißrhythmus:

a) Die Mandibeln beißen unmittelbar das Blatt durch oder sie reiben, leicht zusammengekniffen, am Blattrand die Blattunter- und -oberseite, so daß kleine Dellen entstehen, die Palpen bewegen sich von den Mandibeln weg der Brust zu.

b) Die Mandibeln schließen sich fest, es tritt an der Schnittstelle Saft aus dem Blatt, die Mandibeln und die Palpen schieben sich ein wenig aufeinander zu.

c) Die Mandibeln öffnen sich und rücken - sich locker schließend - an die Palpen, die sich kurz zuvor, den Blattrand betastend, eine Bißbreite brustwärts geschoben haben.

d) Die Mandibeln schließen sich fest, usw. wie bei b).

3. Bißbogen:

Die Bißfolge endet, wenn die Stirnlinie mit der Mittellinie des Rückenschildes (Vorderbrust) einen Winkel von 90° bildet. Insgesamt wurden bis zum Vollenden eines Bogens etwa 10 Bissen gezählt. Beim anschließenden Ansetzen

des zweiten Bogens - an der Stelle des ersten Bissen zum 1. Bogen - betrommeln zunächst die Antennen von beiden Seiten wieder das Blatt, mit dem Zugreifen der Mandibeln spreitzen sie sich auseinander und bleiben in dieser Stellung bis der Bogen voll ausgefressen ist.

4. Halbmondförmige Einbuchtung des Blattrandes:

10-17 Bögen fraßen die Tiere, die sich in dem genannten Hungerstadium befanden, in einem Zug, auf diese Weise entstand die bekannte halbmondförmige Fraßstelle. Hierzu benötigten die Blattrandkäfer etwa fünf Minuten. Danach verließen sie die Rittsitzstellung und liefen davon.

Nach 32 Einzelbeobachtungen ist das Bild vom Ablauf des Fraßverhaltens sicher noch lückenhaft und in verschiedenen Details unsicher und unklar.

Einige Hinweise zur Beantwortung der Ausgangsfragen liefert es jedoch schon jetzt:

1. Probebisse vor dem Verlassen des Hafers konnten nicht beobachtet werden, die Tiere wenden sich vom Hafer ab, ohne ihn mit den Antennen betastet zu haben. In anderen Fällen berühren sie jedoch auch die Pflanze mit Antennen und Palpen.
2. Das beobachtete Zusammenspiel der verschiedenen Organe deutet auf eine geruchliche und geschmackliche Informationsaufnahme hin.
3. Die auffällige Erscheinung, daß sich Mandibeln erst dort fest schließen, wo Palpen getastet haben und daß Palpen bei jedem Bissen mit Zellsaft in Berührung kommen, lassen eine geschmackliche Bißstimulierung vermuten, zumal das Reiben des Blattes mit den Mandibeln bei Hafer wie bei Erbsen zu beobachten ist. Bei Hafer führt es zum Verlassen, bei den Erbsen folgt der tiefe Einbiß. Daraus kann man folgern, daß bei Hafer eine In-

formation ausbleibt - oder auch ein zur Abkehr zwingendes Signal gegeben wird - und deshalb der normale Verhaltensablauf, wie er im Kontakt mit Wirtspflanzenblättern zu beobachten ist, ausbleibt.

3. Wahlversuche zum geruchsbedingten Verhalten von S. lineatus

3.1. Das Wahlverhalten gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft in Abhängigkeit von dem Hungerstadium und dem Geschlecht

Der Frage nach dem Verhalten antwortbereiter S. lineatus Imagines gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft kam zunächst die größte Bedeutung zu.

Sie zielt auf das Verhalten unter möglichst einfachen und leichter kontrollierbaren Reizsituationen.

Von ihr aus konnten dann systematisch weitere Faktoren (Entfernung, Luftströmung) einbezogen werden.

3.1.1. Methode

Ein derartiges Vorhaben erfordert einen luftströmungsfreien Reaktionsraum mit einer leichtzugänglichen Duftquelle natürlicher Duftstoffe, deren Identifizierung auf optischem Wege und durch Kontakt mit dem Duftstoffträger jedoch ausgeschaltet sein muß. Solche Versuchsanordnungen werden von BRAASCH (1969) als Arenatests bezeichnet.

Die klassischen Arenatestanordnungen, wie sie von THORPE (1947) und von CHIN (1950) angewendet wurden, brachten bei S. lineatus in Vorversuchen keine einheitlichen Ergebnisse.

Der Mißerfolg ließ sich nur damit erklären, daß die verwendeten Anordnungen dem negativ geotaktischen und dem positiv phototaktischen Verhalten sowie der hohen Empfindlichkeit der Tiere gegenüber Unterschieden in der Beleuchtungsstärke zu wenig entgegenkamen.

Brauchbar war die in Abb. 7 dargestellte Anordnung, deren Prinzip sich wie folgt beschreiben läßt:

Die zu untersuchenden Tiere können in einer Reaktionskammer zwischen zwei äußerlich gleichen Glastöpfchen wählen. Beide besitzen gasdurchlässige Deckel und Böden. Nur eines von ihnen enthält Wirtspflanzenblätter, die von den Tieren nicht zu sehen und zu betasten sind.

Nach außen kommt allein die Gasphase der Wirtspflanzenstoffe zur Wirkung. In der Art der Wahl, die die Tiere zwischen den beiden Gefäßen treffen, manifestiert sich dann, wie die gasförmigen Pflanzenstoffe auf die Tiere wirken.

Material: Als Reaktionsgefäß dient eine große Petrischale (Durchmesser: 24-26 cm, Höhe: 7 cm). An ihrem Deckel sind Glastöpfchen (Durchmesser: 3 cm, Höhe: 2,5 cm) mit Halte-drähten so befestigt, daß zwischen Töpfchendeckel und Schalendeckel ein Zwischenraum von 2-3 mm bleibt. Die Glastöpfchen besitzen undurchsichtige Wände, die in halber Höhe auf der Umfanglinie fünf gleichmäßig verteilte Löcher ($\varnothing$ 1 mm) aufweisen. Deckel und Böden der Gefäße bestehen aus gasdurchlässigem Sinterglas (Fritten).

Nach jedem Versuch wurden die Reaktionsgefäße und die Frittentöpfchen mit einer Bürste unter einem kräftigen Strahl etwa 70°C heißen Wassers ausgerieben, anschließend mit destilliertem Wasser ausgespült und in einem Trockenschrank bei 60°C ca. 30-45 Minuten getrocknet.

Während des Versuches standen die Reaktionsgefäße in Lichtkästen, die vorne durch halbhohle Türen zu schließen waren (Abb. 8). (Maße: Höhe - 80 cm, Breite - 45 cm, Tiefe - 45 cm).

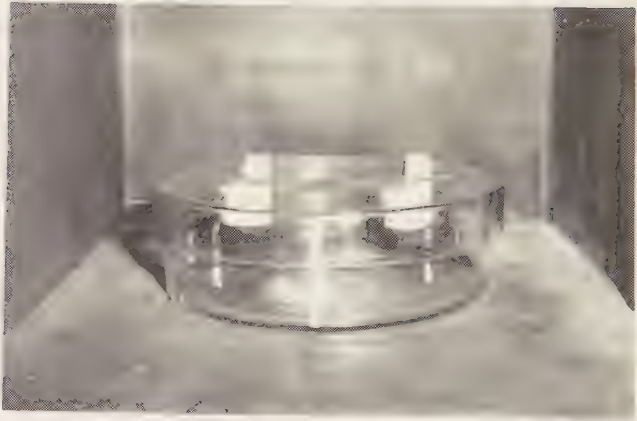


Abb. 7: Wahlversuch mit stehendem Duftfeld - Reaktionskammer mit den beiden Frittentöpfchen

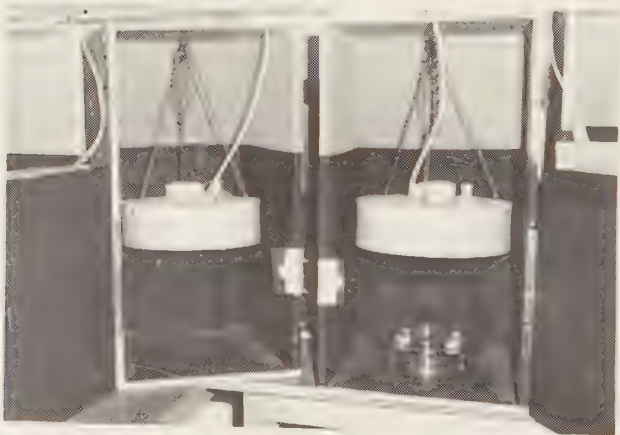


Abb. 8: Wahlversuch mit stehendem Duftfeld - Reaktionskammer im Lichtkasten mit Lampe

Ihre Wände waren mit schwarzem Papier ausgekleidet. Die Lampen bestanden aus einer ringförmigen Leuchtstoffröhre (Typ: Osram 32 W/ 25 C) und dem herumgelegten reifenförmigen Schirm aus Holz (Durchmesser: 35 cm, Höhe: 10 cm).

Seine untere Öffnung schirmten mehrere Lagen Transparenzpapier so weit ab, daß an der oberen Seite des Reaktionsgefäßdeckels eine Beleuchtungsstärke von 800 Lux herrschte. Sie entspricht etwa den natürlichen Verhältnissen im Pflanzenbestand und wird von den Tieren im Frühjahr, Herbst und Winter besonders bevorzugt (REZWANI 1970).

Die beschriebenen Lampenkästen - zunächst vier, dann sechs - standen, u-förmig angeordnet, auf einem entsprechenden Tisch in einem fensterlosen, wärmeisolierten Kellerraum. Seine Temperatur betrug konstant 20°C und die relative Luftfeuchtigkeit 70-80 %.

Pflanzen: Als Geruchsquelle dienten ganze Blätter mit Stengelteilen von 8-10 cm hohen Erbsen (10 - Blattstadium, Sorte: Kleine Rheinländerin). Sie wurden während des ganzen Jahres in Pikierschalen herangezogen, die mit einer Mischung aus zwei Teilen gedämpfter Erde und aus einem Teil Düngetorf (TKS 2) gefüllt und in dem Gewächshaus aufgestellt waren.

Das Pflanzenmaterial - unmittelbar vor jedem Versuch frisch geschnitten, anschließend am Stengel in mehrere Teile zerlegt, so daß Blatt-Stengelteile entstanden - wurde gut durchmischt und dann in die vorbereiteten Duftfrittentöpfchen gefüllt.

Die Gefäße nahmen durchschnittlich 5 g Pflanzenmaterial auf. Nach dem Füllen wurden sie in der bereits beschriebenen Weise abgedeckt und am Deckel der Reaktionsgefäße aufgehängt. Zuvor wurden ihre Sinterglasdeckel noch mit drei Tropfen destilliertem Wasser befeuchtet, so daß auf ihnen eine Luftfeuchtigkeit von ca. 95 % herrschte. Die Deckel der leeren Töpfchen, die als Kontrolle dienten, wurden ebenso behandelt.

Versuchstiere: Die Versuchstiere waren jeweils im Juli/ August 1970 bzw. 1971 u. 72, kurz nach ihrem Schlupf auf Erbsenparzellen des Versuchsfeldes des Institutes für Phytopathologie gefangen worden. Zwei Drittel des Fanges wurde in große Käfige (Höhe: 0,80 m, Länge: 1,40 m, Breite: 0,70 m) eingesetzt. Ihr Boden war mit Sand aufgefüllt, und ihre Wände bestanden aus Kunststoffgaze.

Der übrige Teil wurde in Gruppen von 30-50 Tieren in Dreiliter-Weckgläsern gehalten. Sie waren mit Nesselgaze verschlossen, die über ihren Rand gespannt und mit Gummiringen festgehalten wurde.

Im Aufstellungsraum der Zuchtkäfige herrschten natürliche Lichtverhältnisse und eine Temperatur von 15-18°C. Als Futter dienten zu einem überwiegenden Teil Erbsenblätter. Käfer, die nicht im Versuch standen, erhielten im August, September und Oktober auch Klee und Ackerbohnen. Je nach der Fraßaktivität bekamen die Tiere täglich, jeden zweiten oder dritten Tag frische Pflanzenteile in ihre Käfige eingelegt. Zu den einzelnen Versuchen wurden nur Tiere verwendet, die zuvor auf einen annähernd gleichen Ernährungszustand gebracht worden waren.

Hierzu kam die benötigte Anzahl aus den großen Käfigen in die beschriebenen Gläser, da hier die Fütterung genauer zu kontrollieren war. Zwei bis drei Tage vor dem Versuch wurden die Käfer noch einmal in Gruppen zu je fünf in Plastikpetrischalen umgesetzt und täglich mit frischem Futter (Erbsenblättern) versorgt.

Spätestens eine Stunde vor dem Versuchsbeginn kamen sie in Petrischalen, deren Boden mit befeuchtetem Filterpapier ausgelegt war. Während der weiteren Hungerphase des laufenden Versuches wurde der Filterpapierboden feuchtgehalten, um so den Wasserbedarf der Käfer zu decken. Ein zweimaliges Betupfen mit nassem Pinsel pro Tag reichte in der Regel aus.

Versuchsablauf u. Auswertung: Entsprechend der Tagesperiodik der Fraßaktivität, die REZWANI (1970) bei S. lineatus ermittelt hatte, schien es von vornherein geboten, die Mehrzahl der Beobachtungsversuche zwischen 14-21 Uhr durchzuführen.

Während des einzelnen einstündigen Beobachtungsversuches wurden in jeder dritten Minute die Käfer ermittelt, die sich auf den Deckeln der Kontrollfrittentöpfchen und der Erbsenfrittentöpfchen aufhielten. Nach jeder Kontrolle wurden die Reaktionsschalen in den Lampenkästen zur Ausschaltung unbekannter Reize um 90° gedreht. Die Summen aller Tiere, die sich jeweils für die beiden Beobachtungsorte nach zwanzig Beobachtungen ergaben, wurden in Prozent der insgesamt während einer Stunde zu beobachtenden Gesamtkaktionen ausgedrückt. Diese betrugen je Tag und Einzelversuch bei sechs Wiederholungen mit 15 Tieren und 20 Beobachtungen pro Geschlecht 1800. Wenn sich ein gleicher Prozentsatz für beide Orte ergibt, bedeutet das eine gleichmäßige Frequentierung beider Orte. Ein höherer Prozentsatz an einem der beiden Töpfchen zeigt dann eine Bevorzugung dieses Ortes an.

Die Ergebnisse wurden mit dem $k \cdot 2$ -Felder- χ^2 -Test nach BRANDT und SNEDECOR von SACHS (1969) ausgewertet. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten, mit welchen die Differenzen zwischen den beiden Wahlorten gesichert sind, geben in den Abbildungen folgende Symbole an:

!	= stat. gesichert	($p < 5 \%$)
!!	= stat. gut gesichert	($p < 1 \%$)
!!!	= stat. sehr gut gesichert	($p < 0,1 \%$)

Da im voraus eine Abhängigkeit der Antwortbereitschaft der Käfer von ihrem Hungerzustand zu erwarten war, empfahl es sich, die eben beschriebene Beobachtungsweise an den Tieren mit fortlaufend steigenden Hungerzeiten auszuführen und mithin über bestimmte Zeiträume täglich zu wiederholen. So ergab sich eine Serie von Versuchen.

3.1.2. Ergebnisse

Zunächst interessiert das Wahlverhalten der beiden Geschlechter von S. lineatus bei verschiedenen Hungerzeiten während der Zeit, in der die Tiere im Freiland die Erbsen befallen und erwartungsgemäß antwortbereit sind.

Deswegen ist an dieser Stelle von den Abbildungen 9-12, die die Resultate zum Wahlverhalten gegenüber einem Erbsenduftfeld in stehender Luft von Januar bis Juli wiedergeben, die Abbildung 10 zu erörtern.

Sie gibt das Wahlverhalten beider Geschlechter von S. lineatus im Mai in Abhängigkeit von der Hungerzeit wieder. Die gestrichelte Linie markiert die Frequentierung des Deckels des Kontrolltöpfchens (Nullscheibe), und die durchgezogene Linie markiert die Frequentierung des Deckels des Erbsenfrittentöpfchens (Duftscheibe) bei steigender Hungerzeit. Die Anzahl der jeweils an den Wahlscheiben angetroffenen Tiere ist in Prozent aller Beobachtungen (siehe - Methode S. 36) ausgedrückt.

Beide Zeichnungen verdeutlichen, wie die weiblichen Tiere vom 2. Tag ab und wie die männlichen vom 1. Tag ab jeweils zu einem größeren Prozentanteil die Duftscheiben aufsuchen.

S. lineatus reagiert mithin positiv auf Erbsenduft. Gleichzeitig wird die Tendenz zunehmender positiver Wahlen mit der steigenden Anzahl von Hungertagen sichtbar, d. h. die Antwortbereitschaft der Blattrandkäfer auf Erbsenduft verstärkt sich mit dem Hungerstadium.

Außerdem beteiligen sich die Männchen zu einem höheren Anteil an der Wahl als die Weibchen. Das geht aus dem Vergleich der Summe der Prozentsätze beider Wahlen (Duft- und Nullscheibe) der Männchen mit der für die Weibchen ermittelten hervor.

Abb. 9:

Ansammlung von S. lineatus an der Duft- und Nullscheibe in Abhängigkeit der Hungerzeit in Tagen - im Januar.

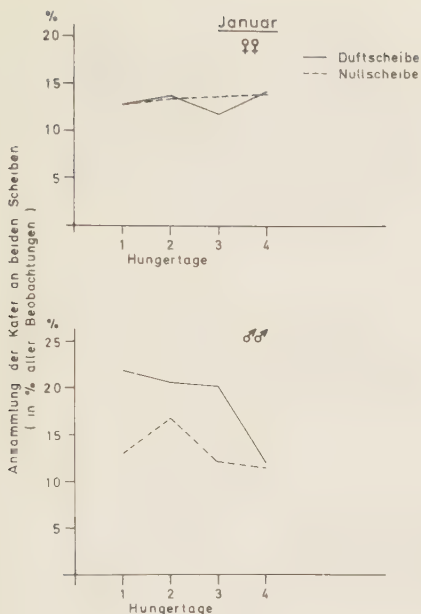
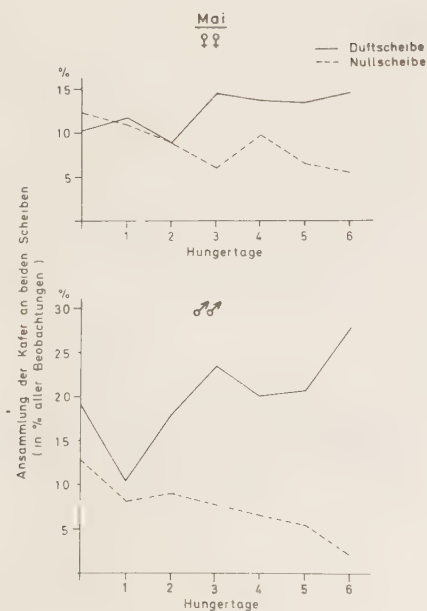


Abb. 10: Ansammlung von S. lineatus an der Duft- und Nullscheibe in Abhängigkeit der Hungerzeit in Tagen - im Mai.



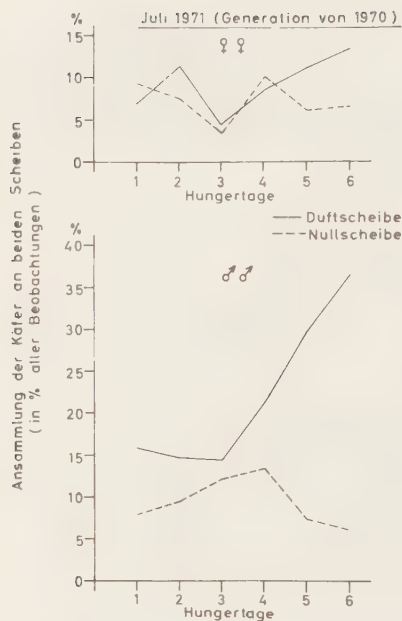
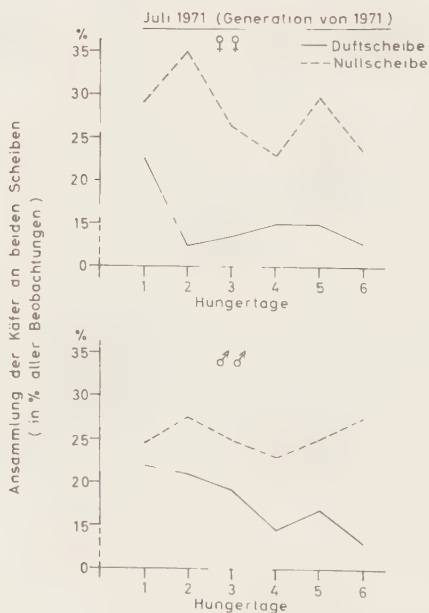


Abb. 12:

Wahlverhalten der neuen Generation von S. lineatus gegenüber Duft- und Nullscheibe bei steigenden Hungerzeiten - im Juli 1971.



Darüber hinaus scheinen die Männchen nach kürzeren Hungerzeiten als die Weibchen auf Duft anzusprechen. Dies läßt sich auch aus den Abbildungen 13 (S. 42) und 14 (S. 43) ersehen, die das Wahlverhalten der Käfer im September und Dezember wiedergeben.

3.2. Das Wahlverhalten von *S. lineatus* gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft bei unterschiedlichen Hungerzeiten in Abhängigkeit vom Alter der Imagines

3.2.1. Methode

In Anbetracht seines ausgeprägten Wanderverhaltens (siehe Einleitung S. 1) mußten für *S. lineatus* von vornherein bestimmte Änderungen in seinem Wahlverhalten mit fortschreitender Imaginalentwicklung erwartet werden:

Bei den frischgeschlüpften Käfern war mit einer nachlassenden Antwortbereitschaft auf Wirtspflanzenstimulatoren zu rechnen, denn diese Reaktionsweise würde am ehesten der Abkehr von den Wirtspflanzen im Herbst entsprechen. Die neue Besiedlung der Leguminosenflächen im Frühjahr ließ dann wiederum eine steigende Antwortbereitschaft vermuten.

Diese Zusammenhänge konnten durch monatlich durchgeführte Versuchsserien nach der in Abschnitt 3.1.2. beschriebenen Methode überprüft werden.

Die Versuche, die von Januar 1971 bis August 1971 durchgeführt wurden, erstreckten sich über längstens sechs Hungertage.

Wie ihre Ergebnisse zeigten, reichte dieser Hungerzeitraum jedoch nicht zu einer Aussage darüber aus, wie lange die Blattrandkäfer unter den gegebenen Bedingungen von den Re-

servestoffen ihres Körpers leben können, ab welcher Hungerzeit sie wieder auf den Duft der Fraßpflanze reagieren und ob schließlich auch dieser Zeitpunkt der Umstimmung sich mit der Jahreszeit und dem Alter verändert. Deshalb wurden die Beobachtungen ab September 1971 an Tieren durchgeführt, die extrem lang (2-6 Wochen) gehungert hatten.

3.2.2. Ergebnisse

Das Auswertungsergebnis zum Wahlverhalten in Abhängigkeit vom Alter der Imagines bei kurzen und langen Hungerzeiten soll im wesentlichen durch einige Abbildungen (9, 10, 11, 12 - 14, 15, 16) und die Tabelle Nr. 7 wiedergegeben werden.

Die einzelnen Beobachtungsergebnisse der 19 Versuchsserien lassen sich hier wegen ihres Umfanges nicht darstellen. Eine Serie erstreckte sich jeweils über 6 bzw. bis zu 42 Hungertagen und ergab bei 6 Wiederholungen täglich 1800 Einzelbeobachtungswerte pro Geschlecht.

Die Versuche, die sich über einen kurzen Hungerzeitraum erstreckten, verdeutlichten, daß die alte Generation im Januar und April (die Zeit entspricht dem letzten Teil des Aufenthaltes der Tiere im Winterlager) bis zum 6. Hungertag nicht auf Erbsenduft anspricht (Abb. 9, S. 38).

Im Mai (Befallsphase) bewirkte Erbsenduft deutliche Reaktionen (Abb. 10, S. 38). Die im Juli auftretende neue Generation verhält sich völlig andersartig als die alte Generation in der gleichen Zeit (Abb. 11 und 12, S. 39).

1. Sie wird in viel stärkerem Maße als die alte Generation an den Frittentöpfchen angetroffen - nach einem Hungertag z. B. bei den Männchen etwa mit 48 % (Abb. 12) gegenüber nur etwa 24 % (Abb. 11). Dies kann vermutlich auf eine starke Allgemeinaktivität und eine ausgeprägtere po-

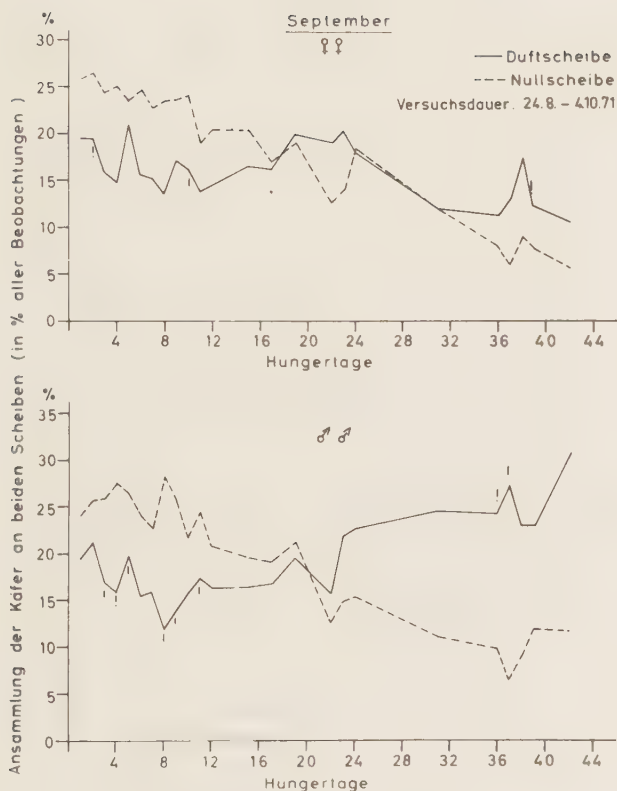


Abb. 13: Wahlverhalten von S. lineatus bei langen Hungerzeiten im September (! = statistisch gesichert, $p < 5\%$).



Abb. 14: Wahlverhalten von S. lineatus bei langen Hungerzeiten im Dezember/Januar

sitive phototaktische (oder negativ geotaktische) Reaktion zurückgeführt werden.

2. Eine erwartete Zunahme der positiven Reaktion auf den gegebenen Geruchsreiz tritt in den ersten sechs Hungertagen nicht ein. Beide Geschlechter lassen im Gegenteil sogar eine Abnahme der Reaktionsbereitschaft erkennen.
3. Mit zunehmendem Alter der Käfer sinkt die Gesamtaktivität wieder ab, so daß z. B. im Dezember (Abb. 14) nur noch zwischen 20 und 30 % an beiden Fritten angetroffen werden.

Hier kann auch eine Umstimmung in der Photo- oder Geotaxis vorliegen.

Wie die Versuche mit langen Hungerzeiten verdeutlichen, bleibt die Antwortbereitschaft auf Erbsenduft im September (Abb. 13) bei den männlichen und weiblichen Tieren zunächst aus, setzt aber dann nach dem 22. bzw. 31. Hungertag ein. Bei dem Vergleich der Kurven beider Geschlechter fällt auf, daß die Männchen ausgeprägteres Wahlverhalten zeigen als die Weibchen. Außerdem bevorzugt das männliche Geschlecht die Duftscheiben zu einem früheren Hungerstadium als das weibliche, worauf bereits im Abschnitt 3.1.2. hingewiesen wurde.

Im Oktober, November, Dezember, Januar (Abb. 14, S. 43) verhielt sich S. lineatus grundsätzlich ähnlich wie im September. Mit fortschreitender Jahreszeit trat jedoch der Wechsel von neutralem zu einem positiven Wahlverhalten gegenüber Erbsenduft (Umstimmung) schon nach einem kürzeren Hungerstadium ein, wie die Tabelle 7 belegt.

Dieser Trend wird im Vergleich mit den Versuchen vom März/April (1972) und Mai/Juni 1972 (Abb. 15) besonders deutlich.

Wenn man bedenkt, daß die Verschiebung trotz weitgehend konstanter Haltungsbedingungen auftritt, so läßt sie sich am

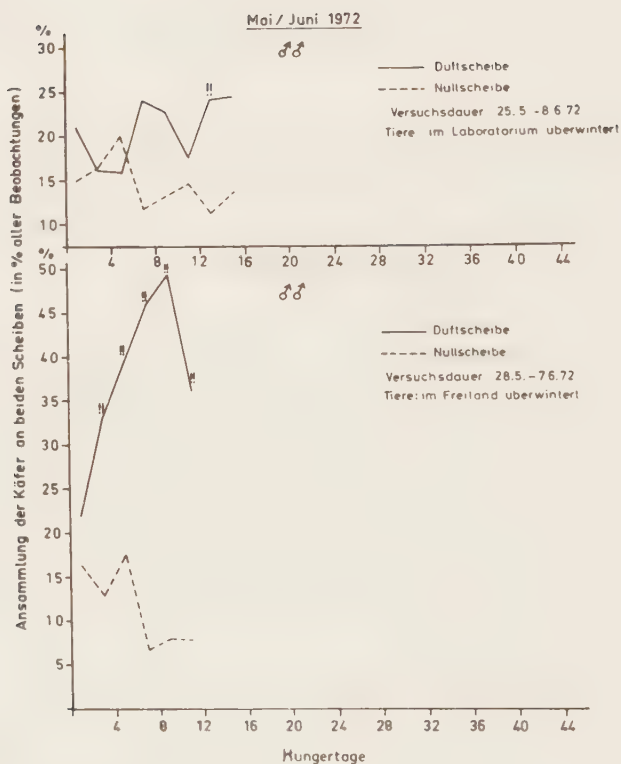


Abb. 15: Wahlverhalten von S. lineatus - oben, nach Überwinterung im Laboratorium, unten, nach Überwinterung im Freiland - während der Befallsphase (!! = statistisch gut gesichert, $p < 1\%$).

ehesten als eine entwicklungsbedingte Erscheinung deuten (innerer Rhythmus).

Die stärkere Reaktion im Frühjahr von Tieren, die im Freiland überwintert haben, belegt, daß auch äußere Einflüsse im Wechsel mit den inneren beteiligt sein müssen (Abb. 15 und Tab. 6). Berücksichtigt man das zum Wanderverhalten der Blattrandkäfer allgemein Bekannte, so ergibt sich für die Antwortbereitschaft auf Geruchsstoffe der Wirtspflanzen folgendes Bild:

In der Herbstwanderphase und zur Zeit der Überwinterung kann S. lineatus längere Zeit ohne Nahrungsaufnahme leben. Er vermeidet in dieser Zeit - wahrscheinlich bis seine Nährstoffreserven stark beansprucht sind - sogar Quellen chemischer Stimulatoren von Wirtspflanzen. Unter den Laboratoriumsbedingungen der beschriebenen Versuche spricht er erst nach drei bis vier Wochen auf Geruchsstoffe der Wirtspflanze wieder an.

Wenn in einem gewissen Gegensatz hierzu die Käfer im Freiland mehrere Monate ohne Nahrungsaufnahme leben, so erklärt sich dies damit, daß die Reservestoffe infolge der höheren Aktivität bei den verhältnismäßig hohen Temperaturen im Laboratorium intensiver mobilisiert und aufgebraucht werden.

Die zur Umstimmung erforderliche Hungerzeit verkürzt sich bis zur Hauptbefallsphase im Frühjahr von April bis Juni fortlaufend. Sie beträgt (Tab. 7) dann nur noch sieben bis zwei Tage.

Zusammenfassend ist festzustellen:

1. S. lineatus vermag vom Beginn der Wanderphase im Herbst ab Hungerzeiten von mehr als vier Wochen zu überstehen.
2. Die Reaktion auf Duftstoffe der Fraßpflanze stellt sich

Tabelle 7: Zeitpunkt der Umstimmung (Übergang von neutralem zu positivem Wahlverhalten gegenüber Erbsenduft) während der Hungerperiode von S. lineatus in Abhängigkeit von der Zeit (Alter der Käfer und Jahreszeit) und Geschlecht

Alter und Jahreszeit	Hungertag an dem die Umstimmung auftrat	
	Männchen	Weibchen
Herbstl. Wanderphase (Sept.)	21. Hungertag	29. Hungertag
Wanderphase - Überwinterung (Okt.-Nov.)	19. "	26. "
Überwinterung (Dez.-Jan.)	7. "	12. "
Überwinterung - Befallsphase (März - April)	10. "	11. "
Befallsphase (Mai - Juni)	6. " überwint.i. Labor	-
	1.-3. " " i.Freiland	7. " überwint.i. Freiland

auch im Spätsommer und Herbst ein - allerdings erst nach bedeutenden Hungerzeiten. Dadurch wird sichtbar, daß auch in der herbstlichen Wanderphase ein Zusammenhang zwischen Antwortbereitschaft und Ernährungszustand besteht.

3. Die Anzahl der Hungertage, die für eine Antwortbereitschaft erforderlich ist, nimmt vom Spätsommer bis zum Frühjahr fortlaufend ab.

Das Muster der Antwortbereitschaft ist kongruent mit dem beobachteten Wanderverhalten.

Es kommt vermutlich in erster Linie durch eine übergeordnete Steuerung zustande.

3.3. Ergänzende Analyse des wirksamen Stimulus

Zur Abschätzung des Gültigkeitsbereiches der dargelegten Ergebnisse, aber auch zur deutlicheren Charakterisierung des nachgewiesenen Stimulus und der durch ihn bewirkten Verhaltensweise wurden die in den folgenden Abschnitten beschriebenen Versuche durchgeführt.

3.3.1. Wirkung der Versuchsgefäße und der Feuchtigkeit

3.3.1.1. Methode

Die Neutralität der Frittentöpfchen wurde überprüft, indem die Tiere in der oben beschriebenen Versuchsanordnung der Wahl zwischen zwei identischen unbehandelten leeren Frittentöpfchen ausgesetzt wurden. Als Kontrolle dienten dabei Versuche mit der Wahlmöglichkeit zwischen Null- und Erbsenduftfrittentöpfchen.

Die anziehende Wirkung möglicher Feuchtigkeitsunterschiede der in der Standardanordnung benutzten Frittentöpfchen wur-

de in zwei Versuchsreihen mit zwei verschiedenen Feuchtigkeitsgefällen kontrolliert.

Das eine Feuchtigkeitsgefälle zwischen den beiden Wahlorten entsprach der Wassermenge, die während eines Standardversuches von einem mit Erbsenblättern gefüllten Frittentöpfchen verdampfte.

Das andere Feuchtigkeitsgefälle erstreckte sich zwischen einer trockenen Frittenscheibe und einer vollständig mit Wasser gesättigten Scheibe.

3.3.1.2. Ergebnisse

Bei hungernden, aber ausreichend mit Wasser versorgten S. lineatus Imagines bewirkten die als Wahlorte benutzten Frittentöpfchen im leeren Zustand (Tab. 8) keine unterschiedliche Verteilung. Ebenfalls riefen Feuchtigkeitsunterschiede zwischen den Oberflächen der Frittentöpfchen keine feststellbare Anziehung oder Abstoßung hervor (Tab. 9).

3.3.2. Spezifität der Erbsenduftwirkung

3.3.2.1. Methode

In der Anordnung, wie sie auf Seite 31 bereits beschrieben worden ist, wurde das Verhalten von S. lineatus gegenüber drei verschiedenen Wahlkombinationen (= Varianten) beobachtet:

1. Nullfritten - und Erbsenfrittentopf
2. Haferfritten - und Erbsenfrittentopf
3. Nullfritten - und Haferfrittentopf

Wenn die vorne nachgewiesene Reaktion alleine durch allgemeine pflanzliche Effekte bedingt ist, dann muß man bei den Varianten 1 u. 3 eine Bevorzugung der Hafer- bzw. Erb-

Tabelle 8: Neutralität der Frittentöpfchen, demonstriert
an der Verteilung von männlichen Blattrandkäfern
(6 Wiederholungen mit je 15 Tieren, ca. 20 %
Wahlbeteiligung pro Hungertag, Januar 1972)

Hungertag	Verteilung der Rüsselkäfer auf die beiden Wahlorte (in % aller reagierenden)	
	Nullfrittentopf Nullfrittentopf =	Nullfrittentopf Erbsenfrittentopf =
28. (8.1.72)		30,5 : 69,5
29. (9.1.)	48,2 : 51,8	
30. (10.1.)		19,7 : 80,3
31. (11.1.)	47,8 : 52,2	
32. (12.1.)		31,7 : 68,3

Tabelle 9: Wirkung eines Feuchtigkeitsgefälles auf
S. lineatus

Hunger- tag	Verteilung von <u>S. lineatus</u> - ♀♀ in % der reagie- renden Tiere bei der Wahl zwischen			
	Null- u. Nullscheiben		Null- u. Duftscheiben	
	Nullscheibe Nullscheibe		Nullscheibe Duftscheibe	
	trocken	naß	feucht	feucht
9.	55,0	45,0	41,0	59,0
11.	44,5	55,5	25,5	74,5
13.	50,0	50,0	35,0	65,0

senduftquelle gegenüber den Nullscheiben und bei der Variante 2 eine annähernd gleiche Frequentierung der beiden Wahlmöglichkeiten Hafer- / Erbsenduftquelle erwarten.

Als Nichtwirtschaftspflanze wurde der Hafer deswegen verwendet, weil er bereits in dem Freilandversuch als einzige Pflanze zum Vergleich hatte herangezogen werden können und weil der Rahmen dieser Arbeit eine Beschränkung der Nichtwirtschaftspflanzenzahl verlangte.

3.3.2.2. Ergebnisse

Abb. 16 (obere Hälfte) gibt die Resultate des Versuches vom Mai - Juni 1972 wieder. Die Versuchstiere waren 1971 geschlüpft und hatten im Labor überwintert. Da zu dieser Jahreszeit nun noch eine geringe Tierzahl bereitstand, mußte bei den Männchen auf die Variante 3 und bei den Weibchen auf die Varianten 1 und 3 verzichtet werden.

Wie die Kurven andeuten, bevorzugen beide Geschlechter, nachdem sie das entsprechende Hungerstadium erlangt haben, die Erbsen in der Hafer - Erbsen - Kombination. Damit deuten schon diese Vorversuche eine schwächere Wirkung des Hafers an.

Die in einem weiteren Versuch (Abb. 16, untere Hälfte) eingesetzten Tiere gehörten ebenfalls der Generation von 1971 an, sie hatten aber im Freiland überwintert.

Die Ergebnisse lassen deutlich erkennen, daß von dem Hafer keine stärkere Wirkung als von der Nullscheibe ausgeht: Die Tiere verteilen sich gleichmäßig auf die Null- und Haferfrittentöpfchen. Bei den anderen Wahlkombinationen bevorzugen sie eindeutig die Erbsen mit steigendem Hungerstadium.

Der entsprechende Versuch mit Weibchen, die ebenfalls 1971 geschlüpft waren und im Freiland überwintert hatten, besaßen grundsätzlich das Gleiche. Das Resultat der Hafer-Va-

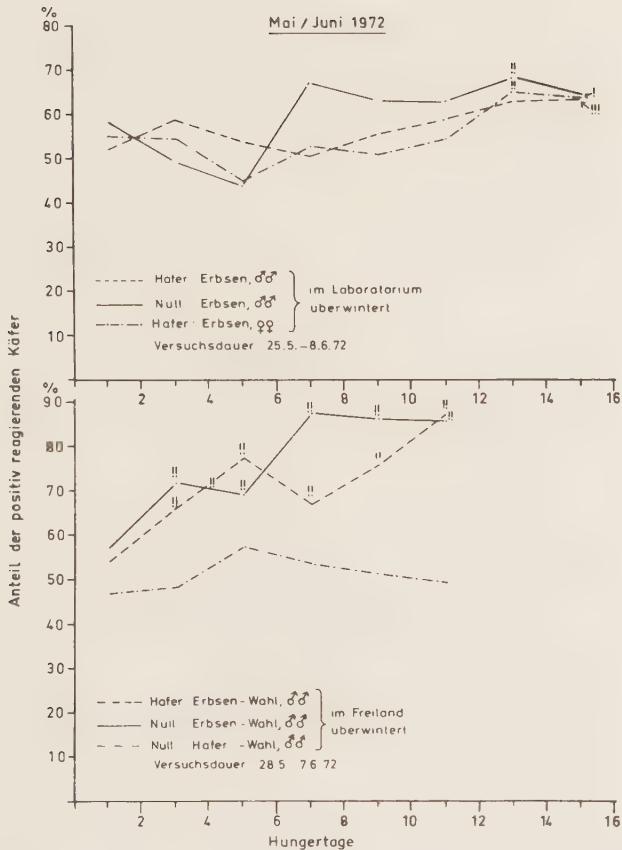


Abb. 16: Bevorzugung der Erbsenduftquelle gegenüber der Haferduftquelle bzw. der Kontrolle oder der Haferduftquelle gegenüber der Kontrolle durch S. lineatus (Anteil aller reagierender Tiere = 100) - im Mai / Juni

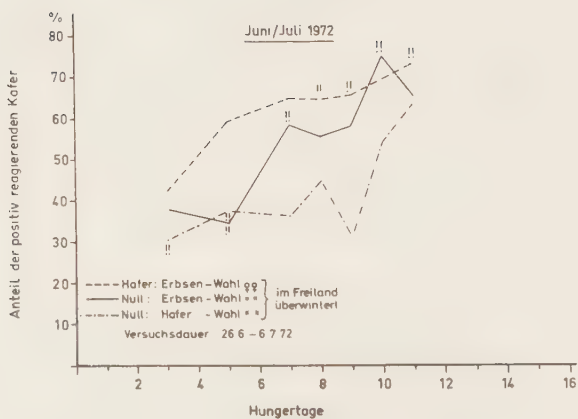


Abb. 17: Bevorzugung der Erbsenduftquelle gegenüber der Haferduftquelle bzw. der Kontrolle oder der Haferduftquelle gegenüber der Kontrolle durch S. lineatus - im Juni / Juli

riante des letzten Versuchstages brachte allerdings eine Bevorzugung des Hafers mit 63 % gegenüber der Nullscheibe (Abb. 17). Diese Abweichung von dem 50 %-Niveau war jedoch statistisch nicht gesichert.

Insgesamt gingen also von den Null- und Haferscheiben keine und von den Erbsen stets positive Wirkungen aus, so daß den Erbsen eine spezifische Wirkung zuzurechnen ist.

Den Grad ihrer Spezifität gilt es aber noch genauer zu beschreiben. Er könnte durch weitere vergleichende Versuche mit Pflanzen abgestuften Verwandtschaftsgrades zu Erbsen abgeschätzt und durch Ermittlung der stofflichen Grundlage exakt bestimmt werden.

3.3.3. Die Bedeutung der Antennen als Sitz von Geruchsreize vermittelnden Sensillen

3.3.3.1. Methode

Im Frittentöpfchentest wurden unbehandelte, antennenamputierte und keulenamputierte Käfer (d. h. Tiere, von deren Antennen nur die Keulen abgenommen worden waren) hinsichtlich ihres Verhaltens gegenüber Erbsenduft verglichen.

Die Amputation erfolgte ohne Betäubung. Mit einer Pinzette, die Nute und Kimme besaß, hatten sich die Antennen am Basalglied unmittelbar oberhalb des Randes der Antennengrube leicht abtrennen lassen. Ebenso präzise waren die viergliedrigen Keulen unter dem Binokular mit einer Rasierklingspitze von den übrigen Antennengliedern zu trennen (Aufbau der Antenne: 4 Keulenglieder, 6 kleinere behaarte Antennenglieder, 1 Anschlußglied zum Scapus, Scapus). Der Vergleich wurde bei steigender Hungerzeit der Tiere jeden zweiten Tag ausgeführt. Jede Variante hatte vier Wiederholungen mit je 15 Tieren.

Die Beobachtung bestand, wie bei den früheren Frittentöpfchentests, aus 20 Kontrollen, die sich gleichmäßig über eine Stunde verteilten. Die Summe der zu diesen Kontrollzeitpunkten an den Duftfritten angetroffenen Käfer wurde in Prozent der an beiden Frittentöpfchen insgesamt beobachteten Tiere (= Summe der insgesamt reagierenden Tiere) ausgedrückt.

Dieser Anteil wird als Anteil positiv reagierender Tiere bezeichnet. Den Anteil positiv reagierender Tiere bei steigender Hungerzeit gibt in Abb. 18 für die unbehandelten Tiere eine durchgezogene Linie wieder und für die amputierten eine gestrichelte Linie.

3.3.3.2. Ergebnisse

Im Dezember - Januar (Abb. 18) nimmt mit fortschreitender Hungerzeit der Prozentanteil der Tiere zu, die sich an den Duftfrittentöpfchen ansammeln. Von den unbehandelten Weibchen wird am 13. Hungertag, von den unbehandelten Männchen schon am 7. Tag der Fünfzigprozentanteil überschritten. Die Kurven der amputierten Tiere zeigen allgemein eine wesentlich geringere Anlockung durch die Duftquelle an. Der Trend steigender Frequentierung der Duftscheiben mit fortschreitender Hungerzeit ist aber bei ihnen ebenfalls vorhanden (Abb. 18).

Ein zweiter Vergleich, im März - April ausgeführt, brachte ähnliche Ergebnisse, die kurvenmäßig hier jedoch nicht dargestellt werden können.

Auch dabei reagierten die unbehandelten Weibchen und Männchen vom 10. Hungertag ab fortlaufend positiv, d.h. ab dem 10. Hungertag betrug der Anteil positiv reagierender Tiere über fünfzig Prozent.

Die amputierten S. lineatus Imagines dagegen sprachen deutlich schwächer auf Erbsenduft an. Bis zum 12. Hungertag war nur ein Anteil von weniger als fünfzig Prozent an der Duftquelle anzutreffen. Später betrug der entsprechende Anteil

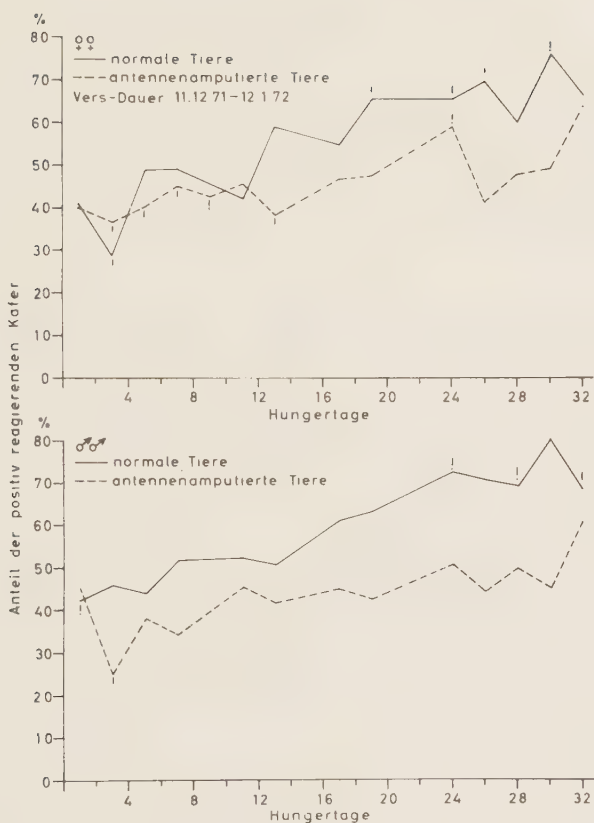


Abb. 18: Die Bevorzugung einer Erbsenduftquelle bei fortschreitender Hungerzeit durch unbehandelte und antennenamputierte S. lineatus Imagines, ausgedrückt durch den Anteil der Käfer an der Erbsenduftquelle in Prozent aller reagierenden (= Anteil positiv reagierender Käfer)

jeweils um fünfzig Prozent.

Der dritte Vergleich fand in der späten Befallsphase mit Tieren statt, die im Freiland überwintert hatten. Er befaßte sich auch mit dem Verhalten keulenamputierter Tiere. Die Ergebnisse werden von den Kurven in Abb. 19 dargestellt: Wie sich ersehen läßt, reagieren die unbehandelten Männchen bereits von dem vierten Hungertag ab mit steigenden Raten positiv (d. h., es steigen die Anteile positiv reagierender Käfer oberhalb fünfzig Prozent fortlaufend an).

Die gleiche Tendenz tritt bei den keulenamputierten Käfern auf, allerdings verläuft die entsprechende Kurve auf niedrigerem Niveau. Die Werte der antennenamputierten Käfer liegen zu Beginn der Versuchsserie - bis zum dritten Hungertag - wie die der keulenamputierten deutlich unter dem Fünfzigprozentniveau und bleiben danach im Unterschied zu den keulenamputierten in diesem Bereich.

Die auffallende Erscheinung, daß die Anteile positiv reagierender Tiere oder Duftwahlen bei den behandelten Käfern länger und stärker das Fünfzigprozentniveau unterschreiten als die entsprechenden Anteile bei den normalen Tieren, läßt sich zur Zeit noch nicht erklären.

Die Ergebnisse sind in vier Punkten zusammenzufassen:

1. Die Keulenamputation hat bei S. lineatus einen Rückgang positiver Reaktionen auf Erbsenduft zur Folge. Dies läßt sich mit der Einschränkung der Perzeption des relevanten Stimulus erklären, wenn die Keulen Sitz der entsprechenden Sensillen sind.
2. Bei Antennenamputation vermindert sich der Prozentsatz positiver Reaktionen noch stärker als bei Keulenamputation. Hierdurch wird deutlich, daß nicht nur auf den Keulen, sondern auch auf den übrigen Antennengliedern Geruchssensillen vorkommen.

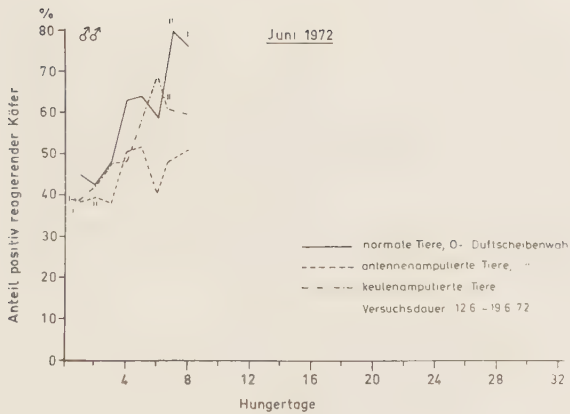


Abb. 19: Die Bevorzugung einer Erbsenduftquelle bei fort-schreitender Hungerzeit durch unbehandelte, an-
tennenamputierte und keulenamputierte S. lineatus
Imagines, ausgedrückt durch den Anteil der Käfer
an der Erbsenduftquelle in Prozent aller reagie-
renden (= Anteil positiv reagierender Käfer)

3. Bei extrem langer Hungerzeit bevorzugen auch fühlерамputierte Käfer eindeutig Erbsenduftscheiben, so daß die Existenz weiterer Rezeptoren auf anderen Organen (z. B. den Palpen) vermutet werden muß.
4. Zu Beginn der Versuche, bei kurzen Hungerzeiten also, zeigten die amputierten Tiere gegenüber Erbsenduft negative Reaktionen, die sich zur Zeit noch nicht erklären lassen.

3.3.4. Wirkungsweise des Stimulus auf S. lineatus (Einstellungsmechanismus)

Will man das Zustandekommen der Ansammlungen von S. lineatus an den Quellen gasförmiger Erbsenstoffe erklären, so sind dabei zwei verschiedene Mechanismen zu beachten:

1. Nach dem ersten Mechanismus würden die Tiere den Reiz aus der Distanz wahrgenommen und dann den Duftfritten-topf gerichtet aufgesucht haben.
2. Nach dem zweiten Mechanismus wäre anzunehmen, daß die Tiere auf ihren gleichmäßig im Raum verteilten Wegen auch die Duftfritten erreicht, den Reiz perzipiert haben und dabei zum Verharren stimuliert worden sind. In diesem Fall könnte man den Stimulus nach seiner Wirkungsweise als Arrestant und im ersten Fall als Attraktant im Sinne DETHIERS et al. (1960) bezeichnen.

3.3.4.1. Methode

Die oben angesprochene Entscheidungsfrage wurde durch die Beobachtung von Tiergruppen zu beantworten versucht. Als Versuchsgerät diente die Ausrüstung, die bereits bei allen vorausgegangenen Versuchen zum Wahlverhalten gegenüber einem Duftfeld in stehender Luft, verwendet worden war (s. Kapitel 3.1.1., S. 31).

Von den Tiergruppen, die sich in einer Reaktionskammer der oben erwähnten Art frei bewegen konnten, wurden jeweils die Zu- und Abgangsbilanz an beiden Wahlorten und die durchschnittliche Verweildauer pro Tier auf diesen Orten abgeschätzt. Dieses Verfahren gründete auf der Überlegung, daß bei einer Attraktantwirkung mehr Tiere zu dem Duftfrittentopf als auf die Kontrolle gelangen würden. Bei einer Arrestantwirkung müßten an beiden Orten zwar gleichhohe Zugänge beobachtet werden, die Verweilzeiten an den Nullfritten - müßten aber kürzer sein als an dem Duftfrittentöpfchen.

Die Versuchsgruppen bestanden aus 5 - 10 Männchen oder 10 - 15 Weibchen im Hungerstadium von 5 - 13 Tagen. Der in der Reaktionskammer (große Petrischale) als Duftfrittentopf fungierende Behälter wurde vor jeder Beobachtung mit 5 g Erbsenblättern und -stielen gefüllt. Sorte und Entwicklungsstadium waren die gleichen wie bei den früher beschriebenen Versuchen mit den 'Frittentöpfchen'. Die Reaktionschale stand wiederum in einem Lichtkasten. Die Beleuchtungsstärke betrug auf der Deckeloberseite der Petrischale 800 Lux.

Für die ununterbrochene Beobachtung hatte seine Türe einen Sechschlitz erhalten. Die Raumtemperatur war auf 20° Celsius und die relative Luftfeuchtigkeit auf 70 - 80 % eingestellt.

Die Zugänge (Anzahl der auf die Duft- und Nullfrittentöpfchen auftreffenden Tiere) und Abgänge wurden jeweils fünfzehn Minuten lang erfaßt.

Die Gesamtzugänge und -abgänge der einzelnen Versuche sowie die Zeiten (in ganzen Minuten), die die Tiere durchschnittlich an den beiden Gefäßen verbrachten ("durchschnittliche Verweildauer pro Tier") sind in der Tabelle 9 dargestellt.

3.3.4.2. Ergebnisse

Zweiundzwanzig Beobachtungsversuche (11 mit männlichen und 11 mit weiblichen Tieren) ergaben gleichhohe Gesamtzugänge zu den Null- und Erbsenfrittentöpfchen.

Die Abgänge waren während der Beobachtungszeit bei den Nullfrittentöpfchen ebenso hoch wie die Zugänge. Bei den Erbsenfrittentöpfchen überstieg der Zugang den Abgang deutlich, d. h., es kam zu einer zunehmenden Ansammlung. Die Tiere verweilten auf den Duftquellen durchschnittlich mehr als doppelt so lang als auf den Kontrollen (Tab. 10).

Die Resultate zeigen mithin eine Arrestantwirkung des von Erbsenblättern ausgehenden gasförmigen Reizstoffes an.

3.4. Das Verhalten von S. lineatus gegenüber entfernten Duftquellen bei stehender und strömender Luft (Olfaktometerversuche)

Die im Frittentöpfchentest nachgewiesenen und geruchlich bedingten Reaktionen können auf einer Nah- und, oder auf einer gewissen Fernwirkung beruhen. Die Wirkungsweise duftstoffhaltiger Luft in einer weiteren Entfernung von der Duftquelle läßt sich am besten mit Olfaktometern überprüfen. Die zahlreichen Olfaktometertypen sind, wenn man die mit ihnen überprüfbaren Orientierungsweisen als Einteilungskriterien verwendet, in zwei Hauptgruppen einzuordnen:

1. der Gruppe, deren Reaktionsraum keinen Duftgradienten bietet und die lediglich auf den Nachweis einer durch Duftstoffe stimulierten Anemotaxis ausgerichtet ist (z. B. Durchlaufrohre)

Tabelle 10: Zugangs- und Abgangsbilanz sowie Verweildauer an Duft- und Nullfrittentöpfen bei 22 Beobachtungsversuchen mit S. lineatus (Generation 1971, 5.-13. Hgt., 5-15 Tiere pro Gruppe, Beobachtungszeit 15 Minuten)

Geschlecht	O- Frittentopf		Erbsenfrittentopf		Ø Verweildauer pro Tier in Minuten am	
	Zugang (Su.d.Tiere)	Abgang (Su.d.Tiere)	Zugang (Su.d.Tiere)	Abgang (Su.d.Tiere)	O-Frittentopf	Erbsenfrittentopf
Männchen	80	72	79	52	1,9	5,2
Weibchen	76	63	60	36	2,1	5,1

2. der Gruppe, deren Reaktionsraum neben einer Luftströmung einen Konzentrationsgradienten aufweist. Hierbei ist wiederum zwischen zwei Grundtypen zu unterscheiden:

- a) der Bauart mit steilem Konzentrationsgradienten, z. B. das Y-Olfaktometer
- b) der Bauart mit ausgedehntem Konzentrationsgradienten, z. B. das Kammerolfaktometer (BRAASCH 1969, BUSVINE 1971, DETHIER 1947b, WEST 1961; WIESMANN 1967, WILLIS 1947, WILLIS and ROTH 1952).

3.4.1. Versuche mit Durchlaufrohren

Diese Versuche sollten klären, ob bei S. lineatus eine durch Duftstoffe stimulierte Anemotaxis auftritt.

Es wurde ein Olfaktometer entwickelt, das bis auf bestimmte Abänderungen, die das Verhalten der zu untersuchenden Tierart verlangte, dem von BYRNE und STEINHAUER (1966) beschriebenen Olfaktometer vom Typ der Durchlaufrohre entsprach. Als Geruchsquelle dienten Erbsenblätter.

Die Versuchstiere hatten im Freiland überwintert und waren im Frühjahr auf Erbsenparzellen des Versuchsfeldes gefangen worden. Die Versuche wurden während der Hauptbefallsphase ausgeführt.

Die Ergebnisse brachten keinen Anhalt über durch Duftstoffe initiierte Anemotaxis bei S. lineatus.

3.4.2. Versuche mit Y-Olfaktometern

Zweck dieser Versuche war es, Aufschluß darüber zu erhalten, wie S. lineatus sich gegenüber einem steilen Konzentrationsgradienten von Erbsenduft verhält.

Vorversuche mit einem Olfaktometer, das dem von SCHANZ (1953) und JERMY (1958) bei Leptinotarsa decemlineata ange-

wendeten glich, befriedigten nicht.

Es wurde ein Y-Olfaktometer entwickelt, das mit seinen Maßen der Eigenart des S. lineatus besser entsprach. Das Gerät setzte sich im wesentlichen zusammen aus: einem Ansaugrohr, einer Membranpumpe, Luftreinigungseinrichtungen, Strömungsmessern, Duftmanipulationsröhren und der y-förmigen Reaktionsröhre.

Auch mit dieser Apparatur ergab sich keine auswertbare Reaktion.

4. Wahlversuche über die Wirkung wässriger Extrakte von Wirts- und Nichtwirtspflanzen auf S. lineatus

Bei den Beobachtungen fressender Tiere fiel immer wieder auf, wie sie nach jedem Biß zunächst die Palpen in den austretenden Pflanzensaft eintauchten und erst danach die Mandibeln zu einem Biß schlossen. In zwei Versuchen sollte deshalb überprüft werden, ob der wässrige Zellsaft tatsächlich bißauslösend wirkt.

Hierbei mußte auf eine Klärung der Art des relevanten Reizes (Geruch oder Geschmack) verzichtet werden. Sie hätte über den Rahmen dieser Arbeit hinausgeführt. Die begrenzte Fragestellung lautete: Rufen wässrige Lösungen von Wirtspflanzensäften Bißreaktionen in neutrale Substrate hervor und wirken wässrige Extrakte der Nichtwirtspflanze Hafer andersartig als Erbsenextrakte?

Das neutrale Bißsubstrat bestand bei der Bearbeitung der ersten Frage aus Filterpapierscheiben (Filterscheibentest) und bei der Beantwortung der zweiten Frage aus Agarscheiben (Agarscheibentest).

4.1. Die Wirkung wässriger Extrakte von Wirtspflanzen (Filterscheibentest)

4.1.1. Methode

Prinzip: Antwortbereite Tiere konnten in Petrischalen zwischen Filterscheiben wählen, die mit Wasser oder mit wässrigen Extrakten von Erbsenblättern behandelt worden waren. Die bißauslösende Wirkung der beiden Flüssigkeiten wurde nach dem Grad der Aufrauung des Randes der Filterpapierscheiben beurteilt.

Material: Als Reaktionskammern dienten Plastikpetrischalen mit der Höhe von 1,5 cm und einem Durchmesser von 8,5 cm. Den Boden der Schalen bedeckten Filterpapierscheiben, die mit jeweils 1 ml H₂O angefeuchtet wurden.

Das zur Wahl gestellte Substrat bestand ebenfalls aus Filterpapierscheiben (Schleicher und Schüll Nr. 597) mit dem Durchmesser von 1,7 cm. Jeweils eine Scheibe wurde ihrem Durchmesser entlang auf eine Insektennadel aufgesteckt. Vier derartig vorbereitete Nadeln bildeten in der Reaktionskammer ein Kreuz. Sie waren dabei mit ihren Spitzen so in dem Filterpapierboden fixiert, daß ihre Köpfe auf dem Petrischalenrand lagen. Die Nadeln bildeten auf diese Weise eine Brücke vom Schalenrand zum Schalenboden, wobei die Filterpapierscheiben mit einem Teil des Randes gerade den Schalenboden tangierten und mit dem überwiegenden Teil ihres Umfanges in den Luftraum ragten. Die Versuchstiere konnten mithin wie auf den Blättern der Wirtspflanzen leicht ihre normale Fraßstellung einnehmen (Rittsitz).

Herstellung der Extrakte: Blätter der Futtererbse "Späths Violetta", die im Freiland aufgewachsen war und sich im frühen Blühstadium befand, wurden in Mengen von 5 g eingewogen und anschließend nach der Methode von MAXWELL et al. (1963) mit kleinen Abänderungen zu wässrigen Extrakten wei-

terverarbeitet. Die Blätter wurden dabei 2 Minuten blanchiert, anschließend mit flüssigem Stickstoff tiefgefroren, dann in einem Mörser mit wenig destilliertem Wasser zu einer feinen Paste zerrieben und 20 Minuten bei 1150 x G zentrifugiert. Der dekantierte Überstand wurde mit destilliertem Wasser auf 20 ml (5/20 Extrakt) aufgefüllt, in Plastikflaschen gegossen und bei -18°C in einer Gefriertruhe bis zum Verbrauch gelagert. Da der Extrakt aus fünf Gramm Frischsubstanzeinwaage und durch Auffüllen auf 20 ml gewonnen wurde, trägt er im Text die Bezeichnung '5/20 - Extrakt'.

Dosierung: Unmittelbar vor dem Versuch wurden die Extrakte aufgetaut und zu einem Teil in der Konzentration verwendet, in der sie nach dem oben beschriebenen Verfahren angefallen waren. Der andere Teil wurde mit aqua dest. verdünnt, und zwar so, daß Extraktlösungen mit Konzentrationen von 100 %, 50 %, 10 % und 1 % des Ausgangsextraktes zur Verfügung standen.

Tiere: Bei den untersuchten Tieren handelt es sich wiederum um männliche Jungtiere von S. lineatus. Sie waren Ende Juli, Anfang August 1972 auf der Erbsenparzelle des Versuchsfeldes gefangen worden. Bei Beginn des Versuches hatten sie 12 Tage gehungert.

Versuchsanordnung: Die Versuchsanordnung umfaßte 5 Varianten mit 5 Wiederholungen zu 5 Tieren. Die Varianten boten in der oben beschriebenen Anordnung zwei jeweils mit 0,1 ml aqua dest. angefeuchtete Filterpapierscheiben (Kontrolle) und zwei jeweils mit 0,1 ml Erbsenblattextrakt beträufelte Scheiben bzw. Erbsenblattscheiben - bei Variante 5 - zur Wahl. Die Extraktkonzentrationen betrugen bei Variante (1) 1 %, bei Variante (2) 10 %, bei Variante (3) 50 % und bei Variante (4) 100 % des Ausgangsextraktes. In der Variante (5) wurden 2 Erbsenblattscheiben mit 2 angefeuchteten Filterpapierscheiben verglichen.

Durchführung und Auswertung: Die Versuche fanden in der Zeit höchster Fraßaktivität statt und dauerten vom Nachmittag bis zum Morgen des folgenden Tages insgesamt 16 Stunden. Die Petrischalen standen dabei in einem dunklen Raum, der auf 20°C und 70 % r.F. einreguliert war.

Nach Ablauf der Versuchszeit wurden die Scheibenränder unter dem Binokular auf Fraßstellen (rauhe Stellen) kontrolliert.

4.1.2. Ergebnisse

Die Resultate sind aus der Tabelle 11 ersichtlich. Hiernach bewirken Erbsenblattextrakte Bisse in neutrale Substrate. Die mit 100 %-igen und 50 %-igen Erbsenblattextraktlösungen behandelten Filterscheiben wurden doppelt so stark angefressen wie die Kontrollen. Filterpapierscheiben, die mit Extraktlösungen versehen waren, welche weniger als 50 % Ausgangsextrakt enthielten, blieben ohne Wirkung. Die hohe Bißzahl an den Erbsenblättern konnte selbst nicht von den Filterscheiben erreicht werden, die mit reinem Extrakt versehen worden waren.

Tabelle 11: Bißauslösende Wirkung von Erbsenblattextraktlösungen steigender Konzentration im Vergleich zu Wasser und Erbsenblattscheiben (gemessen an der Anzahl rauher Stellen bei Filterscheiben und an der Zahl der Bißbögen bei Erbsenscheiben auf 5,3 cm Scheibenumfang).

Variante	Anzahl	
	Kontrolle	Extraktscheibe bzw. Erbsenscheibe

V1: 1 %-ige Extraktlösung	2,9	3,0
V2: 10 %-ige Extraktlösung	4,4	3,8
V3: 50 %-ige Extraktlösung	3,2	6,2
V4: 100 %-iger Extrakt	2,7	5,8
V5: Erbsenblatt- scheibe	1,9	8,3

4.2. Vergleich der Wirkung wässriger Extrakte von Wirts- und Nichtwirtspflanzen (Agarscheibentest)

Durch Vergleich der Wirkung eines Wirtspflanzenextraktes auf S. lineatus mit der eines Extraktes aus einer Nichtwirtspflanze sollte ermittelt werden, ob ein bißauslösender Reiz nur von der Wirtspflanze oder auch von Nichtwirtspflanzen ausgeht. Ein weiterer Vergleich eines Wirtspflanzenextraktes mit einer Mischung eines Wirts- und Nichtwirtspflanzenextraktes sowie mit einem Nichtwirtspflanzenextrakt hatte die Aufgabe, den Hafer auf fraßhemmende Reize zu überprüfen.

4.2.1. Methode

Material: Die Pflanzen waren in Pikierschalen im Gewächshaus herangezogen worden. Die Haferpflanzen (Sorte: Flämingskrone) befanden sich in dem Zweiblattstadium und waren 13 - 15 cm hoch, die Erbsen (Sorte: kleine Rheinländerin) 7 cm. Jeweils 5 g der einzelnen Pflanzenart - bei den Erbsen Stengelteile mit Blättern - wurden eingewogen und 1,5 Minuten mit aqua dest. blanchiert und nach der Methode von MAXWELL et al. (1963), wie bei dem Filterscheibentest bereits beschrieben, weiterverarbeitet. Der bei dem Zentrifugieren anfallende Überstand jeder Probe wurde bei der einen Hälfte der Proben auf 20 ml, bei der anderen Hälfte auf 15 ml aufgefüllt. (Wie in dem vorausgegangenen Versuch - siehe S. 66 - wurden die Extrakte nach Einwaage und Auffüllungsmenge als 5/20 - bzw. 5/15 - Extrakt gekennzeichnet).

Für den Versuch standen mithin zwei verschieden konzentrierte Extraktlösungen von Erbsen und Hafer bereit. Sie lagerten bis zu ihrem Verbrauch bei -18°C in einer Gefriertruhe. Zum Gießen von Agarscheiben war eine 3 %ige Agarlösung hergestellt worden. Jeweils 7 ml dieser Lösung wurden:

1. mit 1,5 ml Haferextrakt und 1,5 ml H₂O, oder
2. mit 1,5 ml Erbsenextrakt und 1,5 ml H₂O, oder
3. mit 1,5 ml Erbsenextrakt und 1,5 ml Haferextrakt, oder
4. mit 3,0 ml Wasser vermischt.

Nach dem Ausgießen der Mischungen in Petrischalen und nach dem Erkalten ließen sich aus den ca. 0,75 mm dicken Schichten die benötigten Scheiben mit 1,7 cm Durchmesser stanzen.

Als Reaktionskammern dienten Plastikpetrischalen. Sie hatten die gleiche Ausstattung, wie sie in dem vorhergehenden Versuch beschrieben worden ist. An die kreuzförmig aufgestellten Insektennadeln (s. S. 65) wurden hierbei jedoch die Agarscheiben nur angelehnt und zwar von jeder der vier Agar - Extrakt - Mischungen (s. oben) eine Scheibe in jeder Schale. Die Scheiben berührten mit einem kleinen Teil des Umfanges den Schalenboden und ragten - entlang ihres Durchmessers von den Nadeln unterstützt - mit ihrer Fläche in den Luftraum wie Blätter. Die Versuchstiere konnten so die Scheiben leicht besteigen und in ihrer normalen Rittsitzstellung bebeißen.

Die S. lineatus Imagines gehörten der Generation von 1972 an. Sie waren im Juli und Anfang August auf der Erbsenparzelle des Versuchsfeldes gefangen und in der üblichen Weise gehalten worden. Zu Beginn des Versuches hatten sie 16 Tage gehungert. Der Versuchsraum war auf eine Temperatur von 20°C, eine relative Luftfeuchtigkeit von 75 % eingestellt und vollständig abgedunkelt.

Versuchsanordnung: Der Versuch bestand bei den männlichen und weiblichen Tieren aus 2 Varianten mit jeweils 20 Wiederholungen zu je 5 Tieren. Wie oben bereits angedeutet worden ist, wurden pro Wiederholung 4 Arten Agarscheiben den Tieren zur Wahl geboten:

1. Erbsenextrakt - Wasseragar
2. Erbsenextrakt - Haferextrakt - Wasseragar
3. Haferextrakt - Wasseragar
4. Wasseragar

Bei Variante 1 wurde die stärkste und bei Variante 2 die niedrigere Extraktkonzentration angewendet.

Durchführung und Auswertung: Unmittelbar vor Beginn des Versuches wurden die Agarscheiben in die Schalen eingelegt und der Filterpapierboden zwischen den Agarscheiben mit 0,05 ml aqua dest. pro Zwischenraum angefeuchtet. Anschließend kamen die Tiere in die Petrischalen. Sie blieben dort während der Hauptfraßzeit - von 12 Uhr vormittags bis 8 Uhr morgens (REZWANI 1970) - insgesamt 20 Stunden. Die Versuche wurden Ende August/Anfang September durchgeführt. Nach ihrer Beendigung wurden die Fraßstellen der Agarscheiben auf einem Kreis mit Gradeinteilung unter dem Binokular gemessen und der Anteil des Scheibenumfanges mit Bißstellen in Prozent des Umfanges ausgedrückt.

Aus den zwanzig Einzelergebnissen jeder Variante ergab sich für jede Scheibenart eine Durchschnittszahl, sie ist in dem Säulendiagramm (Abb. 20) wiedergegeben.

4.2.2. Ergebnisse

Haferextrakt - Wasseragarscheiben lösen einen weit geringeren Bebiß als Erbsenextrakt - Wasseragarscheiben aus. An den erstgenannten wurde ein Umfanganteil von 0,6 - 1,8 % beissen, die entsprechenden Anteile der Erbsenextrakt - Wasseragarscheiben lagen zwischen 9,3 - 13,5 %.

Schon hieraus muß man folgern, daß die im vorausgegangenen Versuch ermittelte Extraktwirkung nicht eine allgemeine pflanzliche war.

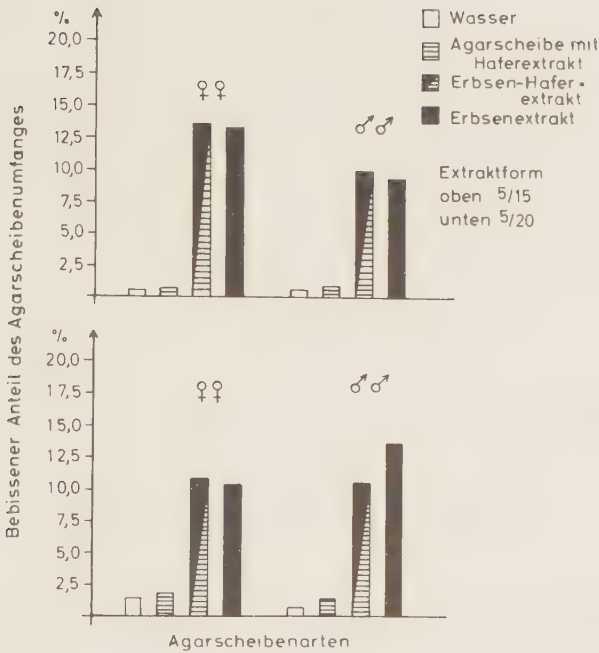


Abb. 20: Fraß der im Juli/August frischgeschlüpften *S. lineatus* Generation nach 16 Hungertagen an Agarscheiben mit Mischungen von Erbsen - (Wirtspflanzen) und Haferextrakten (Nichtwirtspflanzen). Kontrolle = Wasseragarscheiben. Durchschnittswerte aus jeweils 20 Wiederholungen.

Darüber hinaus wurden die Haferextrakt-Wasseragarscheiben in dem gleichen Ausmaß wie die Wasseragarscheiben bebissen. Die Erbsenextrakt-Wasseragarscheiben riefen hingegen gleichviele Bisse hervor wie die Haferextrakt - Erbsenextrakt - Wasseragarscheiben.

Zur Konzentrationsabstufung zwischen den beiden Varianten ergab das Verhalten keine Beziehung, die Konzentrationsunterschiede waren offensichtlich zu gering.

Mithin kann man auf einen in den Erbsen vorkommenden 'feeding stimulant' im Sinne von DETHIER et al. (1960) schließen. Eine abstoßende Wirkung ging von dem Hafer nicht aus.

5. Diskussion

Bei der Betrachtung des Wirtswahlverhaltens verlangt die Bewegung und die Orientierung der Tiere auf die Wirtspflanze hin starke Beachtung.

Die räumliche Ausdehnung des hierbei zu untersuchenden Bereiches entspricht dem Nahorientierungsbereich nach von FRISCH (1965). Innerhalb dieses Bereiches soll im folgenden zwischen dem Distanzbereich und dem Kontaktbereich - der Bereich, in dem das Tier mit der Pflanze körperlichen Kontakt hat oder haben kann -, unterschieden werden.

Über eine Distanz können nur wenige bestimmte Reize wirken. Von ihnen haben die optischen und die geruchlichen nach den bis heute vorliegenden Beispielen bei Insekten die größte Bedeutung.

Im Kontaktbereich kommen zu den genannten die Tast- und Geschmacksreize hinzu.

Die Beobachtungsergebnisse zum Verhalten von S. lineatus in den beiden Räumen sind in den folgenden Abschnitten zu besprechen. Hierbei wird zunächst mit dem Verhalten der Käfer in der Befallsphase, d. h. beim Aufsuchen der Wirtspflanzen im Frühjahr begonnen.

Verhalten von S. lineatus während der Befallsphase in der Distanz zu Pflanzen

Aus der Distanz findet nach Ansicht von HANS (1959) der Gestreifte Blattrandkäfer nur durch Zufall zu den Brutpflanzen hin. Diese Vermutung beruht auf Versuchsergebnissen, die im Laboratorium und mit laufenden Tieren über die Farben - und die Geruchssinne gewonnen wurden.

Sie berücksichtigt nicht, daß das geruchlich bedingte Verhalten laufender Tiere nicht unbedingt mit dem fliegenden Tiere übereinstimmen muß.

Eine gerichtete Orientierung auf eine Fläche hin im Flug - unabhängig von dem Reiz, der ihr zugrunde liegt - sollte sich bei fliegenden Insekten durch eine - im Vergleich zu einer beliebigen, nicht attraktiven Fläche - höhere Anflugdichte an dem Ziel erkennen lassen.

Wie die Ergebnisse der Fensterfallenversuche von 1971 und 1972 zeigen, kann man für S. lineatus an den Grenzen von Hafer zu Erbsen höhere Anflugdichten als an der Grenze von Hafer zu Hafer feststellen.

Über die Größe der Distanz, aus der der Anflug erfolgt, und den relevanten Stimulus läßt sich im Augenblick noch nichts aussagen. Einen gerichteten Anflug von S. lineatus auf Erbsen vermutet DICKLER (1968) bereits nach den Ergebnissen seiner Untersuchungen zur Besiedlung neu angelegter Leguminosenflächen durch Rüsselkäfer.

Der Becherfallenversuch mit verschiedenen großen Wirtspflanzenparzellen in einem Roggenbestand (Nichtwirtspflanze) erlaubt zwar kein Urteil über ein gerichtetes Auftreffen auf eine Wirtspflanze im Flug, er lieferte aber einen Beleg für das Fortschreiten der Besiedlung im Frühjahr und den Hinweis, daß S. lineatus selbst kleinste Wirtspflanzenparzellen (0,06 qm) in einem Bestand von Nichtwirtspflanzen aufsucht.

Die Ergebnisse der Becherfallenfänge und die Fraßstellen- auszählungen belegen ebenso wie die Becherfallenfänge auf der Fläche des Fensterfallenversuches - zumindest für die Nichtwirtspflanzen Roggen und Hafer -, daß der Blattrandkäfer während der Befallsphase den Boden von Nichtwirtspflanzenbeständen meidet.

So kann man für das Verhalten in der Distanz während des Frühjahres einen gerichteten Anflug für wahrscheinlich halten. Die Art der richtenden Stimuli bleibt jedoch noch ungeklärt.

Verhalten der Jungkäfer im Spätsommer in der Distanz und bei Kontakt mit Pflanzen

Ein etwas detaillierteres Bild läßt sich von dem Verhalten beschreiben, das S. lineatus zu Beginn der Rückwandlung im Spätsommer im Sichtbereich zu Rotklee (Wirtspflanze) und Franzosenkraut (Nichtwirtspflanze) zeigt: Hungernde Tiere richten ihren Lauf in dem Bereich von 20 - 40 cm auf Erhebungen aus, unabhängig davon, ob es sich um Wirtspflanzen, Nichtwirtspflanzen oder unbelebte Gegenstände handelt.

Diese positiven Taxien bleiben aus, wenn die Käfer geblendet werden. Die Tiere bewegen sich dann kreisförmig in Spiralen mit schleifenartigen Wendungen.

Wie MULKERN (1969) angibt, orientieren sich auch Heuschrecken auf emporragende Gegenstände ihres Sichtbereiches hin, erklimmen sie und zeigen erst nach einem Probefuß gegenüber den Objekten unterschiedliche Verhaltensweisen.

Jungkäfer von Leptinotarsa decemlineata Say. richten ihren Lauf ebenfalls auf Erhebungen aus und bewegen sich, wenn sie geblendet werden, nach Angaben von JERMY (1958) auf spiralförmigen Bahnen.

Man kann solche Bewegungsweisen als Suchbewegungen auffassen. Sie treten, wie EIDMANN und KÜHLHORN (1970) darlegen, immer dann auf, wenn Insekten sich bei fehlenden richtenden Reizen fortbewegen.

Die im Vergleich zu den chemischen Reizen größere Bedeutung der optischen Reize von Erhebungen hob THORSTEINSON (1960) bereits hervor.

Allerdings unterstützt die optische Orientierung, wie der Autor betont, lediglich die Wirtspflanzenfindung. Zur Identifizierung der Wirtspflanze sind die optischen Reize zu unspezifisch. POSPISIL (1972) vertritt die gleiche Auffassung.

Da S. lineatus in der beschriebenen Altersphase alle Erhebungen angeht, die in seinem Sichtbereich liegen, kann der oben angesprochene Sachverhalt auch für ihn angenommen werden.

An der endgültigen Entscheidung über die Annahme oder das Ablehnen des Objektes ist bei Heuschrecken, aber auch bei dem Kartoffelkäfer der Geschmacksinn vornehmlich beteiligt. Die Tiere führen nämlich nach DE WILDE (1958), DADD (1963), ABUSHAMA (1968) und MULKERN (1969) Probebisse aus.

Wie bereits die Kastenversuche zeigten, trifft auch S. lineatus erst am Objekt die Entscheidung. Das gilt zunächst wiederum nur für die Rückwanderungsphase der Jungtiere im Herbst über Rotklee zu Überwinterungsorten.

Zu dieser Zeit hatte sich bei den Käfern im Kontakt mit den Teilen von Rotklee (Wirtspflanze) und Franzosenkraut (Nichtwirtspflanze) unterschiedliches Verhalten gezeigt: Das unruhige Hin- und Herlaufen auf der Nichtwirtspflanze mit dem nachfolgenden Abwenden von dem Objekt und das Einnehmen der typischen Fraßstellung (Rittsitz) nach dem Erreichen der Wirtspflanze.

Die Binokularbeobachtungen an Hafer- und Erbsenblättern ließen erkennen, daß dem Verlassen der Nichtwirtspflanze (Hafer) je nach dem Hungerzustand verschiedene Verhaltensweisen vorausgehen:

1. Vorbeilaufen an dem Haferblatt mit vibrierenden parallel nach vorn gestreckten Antennen oder
2. Betasten des Haferblattes mit Antennen und Palpen oder
3. Reiben der Blattseiten mit den Mandibeln im Rittsitz und Betasten der entstandenen Dellen mit den Palpen, ohne daß die Mandibeln das Blatt durchschneiden.

Die Verhaltensglieder ähneln stark den von MATSUMOTO (1962) bei Listroderes costirostris obliquus (Klug) (vegetable weevil) beobachteten.

Probessis bleiben bei S. lineatus gegenüber der Nichtwirtspflanze Hafer aus. Sie waren in einem anderen Versuch auch bei Franzosenkraut nicht festzustellen.

Hiernach scheinen Geruchsreize ohne solche der Kontaktchemorezeption (nach HOFFMANN 1961) für S. lineatus in bestimmten Fällen zu der Identifizierung von Nichtwirtspflanzen auszureichen und damit eine größere Bedeutung als für die oben angeführten Beispiele zu haben.

Das geruchsbedingte Verhalten von S. lineatus

Von vornherein konnte davon ausgegangen werden, daß die Wirkung eines geruchlichen Stimulus nur einen Teil der Verhaltenskette auszulösen braucht. Außerdem durfte wegen der Eigenart der angewendeten Methode - selbst bei einem Ansprechen der Käfer auf Wirtspflanzenduft - nur mit geringen Unterschieden der Frequentierung der beiden zu vergleichenden Wahlorte gerechnet werden. Die Methode läßt die Tiere nämlich nicht zu den Pflanzen gelangen und dort fressen, wohin sie der Duft lockt. Die Tiere kommen also nicht zur Endhandlung und haben somit keinen Anlaß, länger auf der Duftquelle zu verharren.

Deswegen wurde das vorne dargestellte Auswertungsverfahren gewählt. Die Ergebnisse belegen eine deutliche Wirkung des Erbsenduftes auf S. lineatus. Sie stehen damit im Widerspruch zu den Resultaten von HANS (1959), welche die Wirkung eines Geruchssinnes bei S. lineatus nicht erkennen ließen. Ein deutlicher Vergleich und der Versuch einer Erklärung der unterschiedlichen Ergebnisse kann nicht erfolgen, da die Methoden, die den Ergebnissen von HANS zugrunde liegen, nur pauschal mitgeteilt werden.

Erwähnenswert erscheint jedoch, daß der klassische Arenatest, wie ihn die Autorin wahrscheinlich angewendet hat, auch in den hier geschilderten Vorversuchen keine eindeutigen Ergebnisse erbrachte. Vermutlich wird er dem allgemeinen Verhalten von S. lineatus zu wenig gerecht.

Auch der Curculionide Anthonomus grandis Boheman reagiert, wie NEFF und VANDERZANT (1963) berichten, auf ein Duftfeld von Baumwollpflanzenteilen in stehender Luft. Versuche mit Y-Olfaktometern waren bei diesem Tier stets ohne Erfolg geblieben.

Eine Zusammenstellung von Reaktionen verschiedener Insekten auf Duftfelder in stehender Luft (Arenatests) findet man bei BRAASCH (1969). Weitere zusammenfassende Darstellungen geben DADD (1963), HOFFMANN (1961), SCHOONHOVEN (1968), BUSVINE (1971).

Hungerstadium und Geruchsreaktion

Wenn S. lineatus mit steigendem Hunger empfindlicher auf geruchliche Reize reagiert, so steht das im Einklang mit vielen Beobachtungen bei anderen Insekten z. B. bei Heuschrecken nach HASKELL (1962), DADD (1963), POSPISIL (1972), bei Dysdercus koenigii nach SAXENA (1965), bei Hypera postica nach BYRNE und STEINHAUER (1966) und PIENKOWSKI und GOLIK (1969), bei Anthonomus grandis nach HARDEE, MITCHELL und HUDDLESTON (1966) sowie bei Sitophilus zeamais nach OHSAWA et al. (1970).

Für S. lineatus ist besonders zu vermerken, daß sich die Wirkung gleichlanger Hungerperioden mit fortschreitender Entwicklungs- und Jahreszeit verändert. Dabei entspricht die Art der Veränderung voll dem Muster, wie es von den bisherigen Kenntnissen über das Wanderverhalten zu erwarten ist.

Geruchsreaktion und Entwicklungsphase

Daß das Ausmaß der geruchlich bedingten Verhaltensreaktion bei Insekten mit dem jeweiligen Entwicklungsstadium in Beziehung stehen und sich mit fortschreitender Entwicklung verändern kann, hat man bei verschiedenen Arten beobachtet, z. B. bei Leptinotarsa decemlineata (MCINDOO 1926), bei Dysdercus koenigii (SAXENA 1965), bei Schistocerca gregaria (DADD 1963) und bei Anthonomus grandis (HARDEE, MITCHELL u. HUDDLESTON 1966).

Fälle, in denen diese Veränderungen nicht auftraten, spricht SAXENA (1965) an, auch BYRNE und STEINHAEUER fanden (1966) bei Adulten von Hypera postica keinen Einfluß des Alters auf die geruchlich bedingte Verhaltensreaktion.

Beispiele, bei welchen wie in den dargestellten Versuchen die Reaktionsweise über die gesamte Imaginalentwicklung verfolgt wurde, sind für einen Vergleich nicht greifbar.

Eine Begründung für das Veränderungsmuster von S. lineatus erscheint bei dem jetzigen Kenntnisstand verfrüht. Für die typische Zeitgestalt seines geruchlichen Verhaltens kann herausgestellt werden, daß sie einen Selektionsvorteil bedeutet, in dem sie die zum Überleben erforderliche Wanderung unterstützt.

Der Abschnitt stärkster Reaktion fällt in den Zeitraum der Neubesiedlung von Wirtspflanzen im Frühjahr, in einen Zeitraum, in dem der Funktionskreis Wirtssuche im Vordergrund steht.

Auch MCINDOO (1926) konnte bereits feststellen, daß sich bei dem Kartoffelkäfer in der Paarungszeit geruchliche Reaktionen auf Wirtspflanzen nur schwer nachweisen lassen. Ähnliches vermerken PIENKOWSKI und GOLIK (1969) für Hypera postica.

Je nach Art und Lebensweise sind mithin unterschiedliche

Beziehungen zwischen dem geruchlichen Verhalten und Entwicklungszustand zu erwarten.

Die Arbeiten von BYRNE und STEINHÄUER (1966), HARDEE, MITCHELL u. HUDDLESTON (1966) und BRAASCH (1969) bekräftigen diese Annahme.

Geruchsreaktion und Geschlecht

Gegenüber Duftquellen in stehender Luft verhielten sich die Geschlechter von S. lineatus immer wieder in dreierlei Hinsicht unterschiedlich:

1. die Männchen beteiligten sich zu einem höheren Prozentanteil (bezogen auf die Anzahl der insgesamt verwendeten Versuchstiere) an den Wahlen als die Weibchen.
2. die Männchen reagierten zu allen Jahreszeiten nach kürzeren Hungerperioden auf Duftstoffe ihrer Nahrungspflanze als die Weibchen.
3. die Männchen suchen zu höheren Prozentanteilen die Duftfrittentöpfchen auf, sie reagieren stärker als die Weibchen.

Ein stärkeres Reagieren des männlichen Geschlechtes auf chemische Stimuli konnte bei verschiedenen Insektenarten beobachtet werden, so z.B. von AHMAD (1934) bei Ceratitis capitata Wied. oder auch bei Dacus zonatus.

Gleichartiges Verhalten der Geschlechter ergab sich beispielsweise in den Versuchen von HARDEE et al. (1966) bei Anthonomus grandis gegenüber einem Attraktant der Baumwolle, in Untersuchungen von BRAASCH (1969) bei Drosophila gegenüber Essigsäure und in Beobachtungen von POSPISIL (1972) bei Peregrinus maidis und Polygramma undecimlineata. Für ein empfindlicheres geruchliches Reagieren der Weibchen sind allerdings ebenfalls Beispiele bekannt.

Hiervon sollen die Beobachtungen von STEINER (1942) erwähnt werden. Sie haben nämlich ergeben, daß die stärkere geruchliche Reaktion der Phormia regina Weibchen nicht durch eine bessere Ausbildung des Geruchssinnes bedingt ist, sondern zentralen Ursprung hat.

Ob das unterschiedliche Verhalten der Geschlechter von S. lineatus sich ebenso begründen läßt, war in dem Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht zu überprüfen.

Die Spezifität der Erbsenduftwirkung

Nach den Ergebnissen der Blindversuche sind die bei dem Test eingesetzten Frittentöpfchen neutral und nicht als Ursache für die beobachteten unterschiedlichen Frequenzierungen anzusehen.

Feuchtigkeitsunterschiede in dem Ausmaß, wie sie bei den Wahlversuchen mit Pflanzenmaterial auftreten konnten, beeinflussen S. lineatus nicht, wenn er außerhalb der Versuchszeit stets hinreichend mit Wasser versorgt wird. Die Ergebnisse der Versuche mit den entsprechenden Feuchtigkeitsgefällen belegen dies.

Damit sind die auftretenden Wahlreaktionen des S. lineatus nicht auf einfache Feuchtigkeitsunterschiede zurückzuführen. Erfahrungen anderer Autoren stimmen damit überein. BYRNE und STEINHÄUER (1966) konnten bei ihren Versuchen mit Extrakten beobachten, daß sich der Luzernerüßler Hypera postica (= Phytonomus variabilis) nicht mehr auf Feuchtigkeitsreize ausrichtet, wenn er zuvor Wasser angeboten erhalten hatte. Bei ausbleibender Wasserversorgung orientieren sich hungrige Tiere zunächst nach der Feuchtigkeit, die Reaktion auf geruchliche Stimuli hatte dabei dann sekundäre Bedeutung.

Gleiche Ergebnisse erhielt SAXENA (1965), als er die Wechselwirkung der Feuchtigkeit mit dem Geruchs- und Geschmackssreiz auf das Verhalten von Dysdercus koenigii überprüfte.

Der Vergleich von Erbsen- mit Haferblättern im Frittentöpfchentest ließ eine überlegene Wirkung des Erbsenduftes gegenüber dem Haferduft erkennen. Damit ist anzunehmen, daß die beobachtete Verhaltensreaktion von S. lineatus in dem Standardfrittentöpfchentest, bei dem die Tiere zwischen einer Erbsenduftquelle und einem neutralen Kontrollgefäß wählen konnten, nicht das Ergebnis eines allgemein pflanzlichen Reizes sein kann.

Zur Erweiterung dieser Vorstellungen wäre jedoch die Fortführung derartiger Vergleiche mit anderen Nichtwirtspflanzen wünschenswert.

Die Antennen als Sitz von Geruchssensillen

Bei Insekten sind die Antennen meist Sitz von Geruchssensillen. Hierfür können zahlreiche zusammenfassende Überblicke (HODGSON 1964, SCHOONHOVEN und DETHIER 1966, DETHIER 1966, EIDMANN und KÜHLHORN 1970, SCHNEIDER 1971 u.a.) angeführt werden. Für die Antennen des Reiskäfers Sitophilus oryzae stellten OHSAWA (1970) et al. diese Eigenschaften ebenfalls fest. Den vorliegenden Ergebnissen nach macht auch S. lineatus keine Ausnahme.

Die bei den entsprechenden Experimenten angewendete Amputationsmethode ohne Betäubung hatte schon bei anderen Käfern gute Erfolge (DETHIER 1941, 1947) gebracht. Nach der Operation und einer Erholungszeit von mindestens 24 Stunden bis 1 Woche konnten keine abnormen Abweichungen im allgemeinen Verhalten beobachtet werden. Es dürfte damit auszuscheiden sein, daß die mit amputierten S. lineatus Imagines gewonnenen Ergebnisse wesentlich durch einen Amputationschock beeinflußt sind. Derartige Auswirkungen konnten auch nicht DETHIER (1941, 1947a), HODGSON (1953), DE VANEY et al. (1970) nach ähnlichen Operationen an Lepidopterenlarven, an Aaskäfern, an Laccophilus maculosus Germar - einem amphibisch lebenden Käfer - und Cochliomyia hominivorax Coquerel feststellen.

Bei dem Curculioniden Hypera postica (= Phytonomus variabilis) sind die Keulen der Antennen, wie BYRNE und STEINHAUER (1966) herausfanden, hauptsächlich der Sitz von Geruchssensillen. S. lineatus trägt dagegen auf den Antennenkeulen und den übrigen Antennengliedern in gleicher Weise Geruchssensillen. Schließlich müssen auch andere Organe des Tieres noch Geruchsreize vermittelnde Sensillen besitzen, wie das Verhalten der Tiere nach Amputation erkennen ließ. Nach DETHIER (1947) vermögen Aaskäfer mit Sensillen, die sich auf den Palpen befinden, Geruchsreize zu perzipieren.

Wirkungsweise des gasförmigen Erbsenstimulus auf S. lineatus

Die Verhaltensmuster, die durch chemische Stimuli ausgelöst werden, sind mannigfaltig. Daraus ergeben sich die Forderungen nach einer detaillierten Klassifizierung, die DETHIER et al. (1960), HOFFMANN (1961), KENNEDY (1965) und BRAASCH (1969) zum Beispiel erheben.

Die Aggregation des S. lineatus an den Erbsenduftfritten-töpfchen kommt - so zeigte die Auswertung der vorn dargestellten Versuche - durch eine Arrestantwirkung des Stimulus im Sinne DETHIERS et al. (1960) zustande. Das Resultat bedarf vor seiner Verallgemeinerung jedoch einer weiteren Bestätigung durch Befunde, die unter abgewandelten Versuchsbedingungen zu gewinnen sind. Verhaltensexperimente im Laboratorium beschränken Tiere in ihrem natürlichen Verhalten. Sie können mithin zu einseitigen Schlüssen verleiten, eine Gefahr, auf die besonders KENNEDY (1965) hinweist.

Grundsätzlich zeichnen sich allerdings gewisse Übereinstimmungen zu Erfahrungen mit dem Baumwollkäfer (Anthonomus grandis Boheman) ab.

Wie KELLER et al. (1962) durch Versuche mit Extrakten feststellen konnten, geht von der Baumwolle ebenfalls eine Arrestantwirkung aus. Es war dabei allerdings offen-geblieben, ob das Arrestant über die Gasphase (Geruch) oder als Lösung (Geschmack) wirkte. Bemerkenswert erscheint außerdem noch, daß die Extrakte auch als 'feeding stimulant' im Sinne DETHIERS et al. (1960) wirkten. Parallel dazu gelang es NEFF et al. (1963) einen geruchlichen 'feeding stimulant' (Phagostimulantium) der Baumwolle für den Baumwollkäfer nachzuweisen.

Extrakte von Erbsenblättern wirken auf S. lineatus, worauf später noch einmal einzugehen ist, als 'feeding stimulant'. Beide Wirkungen können durch verschiedene Inhaltsstoffe der Wirtspflanzen oder durch ein und denselben hervorgerufen werden. Für den letzten Fall gibt KLINGAUF (1971) ein Beispiel. Hiernach wirkt das Glucosid 'Phlorizin', das in den Apfelblättern vorkommt, als 'arrestant' und ebenfalls als 'feeding stimulant' auf Apfelblattläuse (Rhopalosiphum insertum und Aphis pomi).

Das Verhalten von S. lineatus gegenüber Wirtspflanzenduft aus entfernten Duftquellen bei stehender und strömender Luft

Negative Ergebnisse aus Olfaktometerversuchen zu deuten, wirft Probleme auf. In der Literatur wird dies immer wieder betont und ausführlich besonders von HOSKINS und CRAIG (1934), KENNEDY (1965), BRAASCH (1969), VATER (1971) und BUSVINE (1971) erörtert. So bleibt hier nur darauf zu verweisen: Die negativen Ergebnisse der vorliegenden Versuche können durchaus in dem Prinzip der Methode - Darbietung einer vereinfachten, und damit unnatürlichen, Umwelt - begründet sein. Es ist aber auch denkbar, daß besondere materielle Eigenschaften der hier angewendeten Olfaktometeranfertigungen - besonders der Reaktionsröhren - ein normales Verhalten gegenüber Wirtspflanzenduft blockierten.

Erst wenn diese Ursachenbereiche auszuschließen sind, kann das negative Ergebnis als Anzeichen dafür gewertet werden, daß Erbsenduft auf laufende S. lineatus Vertreter keine Attraktantwirkung im Sinne DETHIERS et al. (1960) ausübt. Inwieweit dies dann auch für fliegende Tiere (Befallsphase im Frühjahr) zutrifft, wäre anschließend noch zu klären. Außer den ebenfalls negativen Ergebnissen von HANS (1959) liegen zu S. lineatus keine weiteren entsprechenden Resultate vor.

Der Blick auf Beobachtungen anderer Curculioniden erlaubt keine Schlüsse, selbst wenn es sich dabei nur um solche indirekter Art handeln kann. Wie NEFF und VANDERZANT (1963) beschreiben, verhielt sich Anthonomus grandis ähnlich wie S. lineatus.

Auch er reagierte nicht auf Baumwollduft im Y-Olfaktometer. Dagegen gingen von einer Baumwollduftquelle in stehender Luft Wirkungen eines (geruchlichen!) Fraßstimulantes und Effekte eines Eiablagestimulus aus.

Der Luzernerüßler (Hypera postica) zeigte eine durch Duftstoffe der Luzerne stimulierte Anemotaxis. Nach Angaben von BYRNE und STEINHAUER (1966) bewegte sich nämlich der Luzernerüßler in einem Olfaktometer - vom Typ der 'Durchlaufrohre' - gegen den Luftstrom auf die Duftquelle zu.

Ein klares Bild zum Verhalten von S. lineatus gegenüber Wirtspflanzenduft aus entfernten Duftquellen in stehender und strömender Luft verlangt mithin noch eingehende Studien mit dem Olfaktometer.

Die Wirkung wässriger Extrakte

Wässrige Extrakte von Erbsenblättern mit Stengelteilen stimulieren S. lineatus, Bisse in neutrale Substrate auszuführen. Dieser Effekt ist konzentrationsabhängig. Darauf weisen auch JENKINS et al. (1963) und MAXWELL et al. (1963) hin.

Daß chemische Stoffe, seien es nun primäre Nährstoffe oder sekundäre Pflanzenstoffe, als Fraßstimulatoren fungieren, wurde häufig festgestellt, wie die Übersichten von FEIR (1963), DETHIER (1966) und HSIAO (1969) verdeutlichen.

Wenn in den hier geschilderten Versuchen zu einer ersten Überprüfung der Erbsen auf chemische Fraßstimulatoren mit wässrigen Extrakten begonnen wurde, dann deshalb, weil in den vergangenen Jahren sich diese Methode bei Curculioniden und anderen Insektenfamilien als Einstieg bewährt hatte. In wässrigen Extrakten von Pflanzen entdeckten zum Beispiel folgende Autoren Fraßstimulatoren: KELLER et al. (1962), MAXWELL et al. (1963), NEFF et al. (1963) und JENKINS et al. (1963) für Anthonomus grandis; THORSTEINSON (1955) für Hypera postica; PARROT et al. (1968) für Platyedra gossypiella; GUERRA und SHAVER (1968) für Heliothis virescens.

Auf die Klärung weiterer Eigenschaften des 'feeding stimulant' mußte verzichtet werden. In diesem Zusammenhang erscheint jedoch ein Hinweis THORSTEINSONS (1955) erwähnenswert. Nach ihm wirken die wichtigsten Fraßstimulatoren für Leptinotorsa, Sitona und für andere Gattungen über den Geschmackssinn. NEFF et al. (1963) fanden für Anthonomus grandis in Baumwolle einen geruchlich wirkenden 'feeding stimulant'.

6. Schematischer Überblick zum Wirtswahlverhalten von S. lineatus

Auf Grund der in der vorliegenden Arbeit geschilderten Versuche läßt sich für die Orientierung von S. lineatus das nachfolgende Schema aufstellen. Daß weitere Untersuchungen das derzeitige Bild zu ergänzen haben und Korrekturen verlangen werden, dürfte selbstverständlich sein.

Schema zum Wirtswahlverhalten von S. lineatus

1. Flug im Frühjahr

- a) Erkennen der Wirtspflanze im Flug
- b) Landung

2. Orientierung im Bestand der Wirtspflanze

- a) Erklettern aufragender Gegenstände
- b) Wirtspflanzenduft als Arrestant
- c) Fraßauslösung durch Fraßstimulant

3. Verlassen der Wirtspflanzen im Herbst

- a) Zwischenzeitliches Aufsuchen von Wirtspflanzen
(Orientierung wie oben)
- b) Nachlassen des Ansprechens auf Wirtspflanzen
- c) Abwenden von den Wirtspflanzen
- d) Aufsuchen der Winterverstecke

4. Im Winterversteck

Im Laufe des Winters Zunahme der Reaktionsbereitschaft.

7. Zusammenfassung

Untersuchungen zum Wirtswahlverhalten und zur Orientierung von S. lineatus führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Mit Fensterfallenversuchen während der Hauptbefallsphase im Frühjahr ergab sich der Nachweis, daß Wirtspflanzen (Erbse) in stärkerem Maße von S. lineatus angefliegen wurden als Nichtwirtspflanzen (Hafer). Hieraus läßt sich folgern, daß S. lineatus sich Erbsen aus einer gewissen Distanz gerichtet im Fluge nähert.
2. Auf dem Boden von Nichtwirtspflanzenbeständen (Hafer, Roggen) konnte bei S. lineatus während der Befallsphase keine Laufaktivität mit Becherfallenfängen nachgewiesen werden.
3. S. lineatus befiel noch Wirtspflanzenparzellen, die nur $0,06 \text{ m}^2$ groß und in einem Nichtwirtspflanzenbestand (Roggen) verteilt waren.
4. In einem gemischten Bestand von Wirts- und Nichtwirtspflanzen wurden beide Pflanzenarten von S. lineatus angelaufen. Versuche mit geblendeten Tieren zeigten, daß für diesen ersten Orientierungsschritt der optische Sinn verantwortlich war.
Während die Käfer auf den Wirtspflanzen zur Ruhe kamen, wendeten sie sich von den Nichtwirtspflanzen bald wieder ab. Für dieses Verhalten scheinen chemische Stimuli (Geruchs- und Geschmacksreize) entscheidend zu sein.
5. Auf Wirts- und Nichtwirtspflanzen prüften die Tiere die Blätter in einer ersten Informationsphase mit den Antennen, Palpen und Mandibeln. Dieses Verhalten führte bei Wirtspflanzen zum ersten Biß und damit zum typischen Bogenfraß, bei Nichtwirtspflanzen zum Verlassen der Pflanzen.

6. S. lineatus reagierte im Laboratorium positiv auf ein Erbsenduftfeld in stehender Luft (Frittentöpfchentest). Die Größe der Ansammlung an der Duftquelle war abhängig von dem Geschlecht und dem Hungerstadium. Männchen reagierten stärker und früher als Weibchen. Die Nichtwirtspflanze Hafer wirkte im Frittentöpfchentest neutral auf S. lineatus.
7. Die Länge der Hungerzeit, die verging, bis die Tiere zu einer Antwortbereitschaft kamen, veränderte sich mit der Entwicklung. Sie erreichte in der Wanderphase im Herbst (August, September, Oktober mit drei bis vier Wochen und darüber) ihr Maximum, nahm vom Dezember an ständig ab, bis sie in der Hauptbefallsphase im Frühjahr - April, Mai, Juni - nur wenige Tage betrug.
8. Verhaltensvergleiche keulenamputierter, antennenamputierter und unbehandelter Käfer im Frittentöpfchentest gegenüber Erbsenduft bewiesen, daß sich geruchsaufnehmende Sensillen sowohl auf den Keulen als auch auf den übrigen Geißelgliedern - und vermutlich auch auf anderen Körperteilen - befinden.
9. Die Ansammlung von S. lineatus an einer Erbsenduftquelle in stehender Luft kam durch eine Arrestantwirkung des Erbsenduftes zustande.
10. Versuche mit verschiedenen Olfaktometern - Durchlaufrohren und Y-Olfaktometern unterschiedlicher Bauweise - ergaben keinen Anhalt über eine Orientierung laufender Käfer entlang eines Konzentrationsgefälles oder über eine Ausrichtung in einem Luftstrom mit Duftstoffen.
11. Wässrige Lösungen von Wirtspflanzenpreßsäften (Erbsen) lösten Bisse in neutrale Substrate (Filterpapier und Agarscheiben) aus. Haferpreßsäfte blieben wie destilliertes Wasser ohne Wirkung. Damit wird der Nachweis eines 'feeding stimulant' der Erbsen erbracht.

8. Literaturverzeichnis

- ABUSHAMA, T., 1968: Foodplant selection by Poecillocerus hieroglyphicus (Klug) (Acrididae: Pyrgomorphinae) and some of the receptors involved. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 43, 96-104.
- AHMAD, T., 1934: Chemotropic response of a chironomid fly to petroleum oils. Nature 133, 462-463.
- BRAASCH, H., 1969: Methodische Untersuchungen zum Nachweis von Attraktiv- und Repellenteffekten verschiedener Pflanzenschutzmittel auf Insekten. Wissenschaftliche Abhandlungen Nr. 58, Akademie-Verlag Berlin.
- BUSVINE, J.R., 1971: Techniques for testing insecticides. Commonw. Inst. Ent., London.
- BYRNE, H. D. and A. L. STEINHAEUER, 1966: The attraction of the alfalfa weevil, Hypera postica, to alfalfa. Ann. ent. soc. Am. 59, 303-309.
- CARTHY, J. D., 1965: Feeding behaviour. In: The Behaviour of arthropods, S. 30-45. University Reviews in Biology, Oliver and Boyd, London.
- CHIN, Ch. T., 1950: Studies on the physiological relations between the larval of Leptinotarsa decemlineata Say. and some solanaceous plants. Tijdschr. P. ziekten 56, 1-88.
- DADD, R.H., 1963: Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. In: Advance Insect. Physiol. 1, 47-109.

- DETHIER, V.G., 1941: The function of the antennal receptors in lepidopterous larvae. Biol. Bull, 80, 403-414.
- DETHIER, V.G., 1947a: The role of the antennae in the orientation of carrion beetles to odors. J. New York ent. Soc. 55, 285-293.
- DETHIER, V.G., 1947b: Chemical insect attractants and repellents. Blakiston Co., Philadelphia, 289 pp.
- DETHIER, V.G., 1953: Host plant perception in phytophagous insects. Trans. IXth Int. Congr. Ent. Amsterdam, II, 81-88.
- DETHIER, V.G., 1954: Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution 8, 32-55.
- DETHIER, V.G., 1966: Feeding behaviour. In: Insect Behaviour. Symp. roy. Ent. Soc., London, 3, 46-58.
- DETHIER, V.G., L.B. BROWNE, and C.N. SMITH, 1960: The Designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. J. econ. Ent. 53, 134-136.
- DETHIER, V.G., 1970: Some general considerations of insects' responses to the chemicals in food plants. In: Wood, D. L., Silverstein, R.M. and Nakajima, M., Control of insect behavior by natural products, S. 21-28. Academic press: New York and London.
- DE VANEY, J.A., W.E. GAMES, B.D. HANDKE and E. LOPEZ, 1970: Olfactory responses of the adult screw worm after removal of the antennae, mouth-parts, tarsi, and legs. J. econ. Ent. 63, 1816-1821.

- DICKLER, E., 1968: Untersuchungen zur Besiedlung von wienennahen Leguminosenkulturen durch Rüsselkäfer. Z. angew. Zool. 55, 129-192.
- FEIR, D. and St. BECK, 1963: Feeding behaviour of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus. Ann. Ent. Soc. Amer. 56, 224-229, 1963.
- EIDMANN, H. u. KÜHLHORN, F., 1970: Lehrbuch der Entomologie. Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin.
- FRAENKEL, G.S., and D.L. GUNN, 1940: The orientation of animals. Clarendon Press Oxford.
- FRISCH von, K., 1965: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. S. 331, Springer-Verlag, Berlin.
- GÖTZ, B., 1938: Sinnesphysiologie und Schädlingsbekämpfung. Verhandlungen des VII. Internationalen Kongresses für Entomologie. Berlin, 4, 2994-3003.
- GUERRA, A. and T. SHAVER, 1968: A bioassay technique for screening feeding stimulants for larvae of tobacco budworm. J. econ. Ent. 61, 1398-1399.
- HANS, H., 1959: Beiträge zur Biologie von Sitona lineatus L. Z. Angew. Ent., 44, 343-386.
- HARDEE, D.D., E.B. MITCHELL and P.M. HUDDLESTON, 1966: Effect of age, nutrition, sex, and time of day on response of boll weevils to an attractant from cotton. Ann. Ent. Soc. Am. 59, 1024-1025.
- HASKELL, P.T., 1960: Physiology and behavior of locusts, Report Commonwealth Entomological Conference. London. 7, 146-152.

- HASKELL, P.T., M.W. PASKIN and J.E. MOORHOUSE, 1962: Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the desert locust. *J. Insect Physiol.* 8, 53-78.
- HODGSON, E.S., 1953: A study of chemoreception in aqueous and gas phases. *Biological Bulletin.* 105, 115-127.
- HODGSON, E.S., 1964: Chemoreception. In: *The Physiology of Insects*. Edited by M. Rockstein, Vol. I, 363-395, New York 1964.
- HOFFMANN, Ch., 1961: Vergleichende Physiologie des Temperatursinnes und der chemischen Sinne. *Fortschr. Zool.* 13, 190-256.
- HOSKINS, W.M. and R. CRAIG, 1934: The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. 1. Theory and design of the olfactometer. *J. econ. Ent.* 27, 1029-1036.
- HSIAO, T. H., 1969: Chemical basis of host selection and plant resistance in oligophagous insects. *Ent. exp. appl.*, 12, 777-788.
- JENKINS, J.N., F.G. MAXWELL, J.C. KELLER and W.L. PARROT, 1963: Investigations of the water extracts of Gossypium, Abelmoschus, Cucumis and Phaseolus for an arrestant and feeding stimulant for Anthonomus grandis. *Boh. Crop. Sci.* 3, 215-219.
- JERMY, T., 1958: Untersuchungen über Auffinden und Wahl der Nahrung beim Kartoffelkäfer (Leptinotarsa decemlineata Say.). *Ent. exp. appl.*, 1, 179-208.

- JERMY, T., 1966: Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. Ent. exp. appl., 9, 1-12.
- KARLSON, P. und M. LÜSCHER, 1959: Phermone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwiss. 46, 63-64.
- KELLER, J.C., F.G. MAXWELL and J.N. JENKINS, 1962: Cotton extracts as arrestants and feeding stimulants for the boll weevil. J. econ. Ent. 55, 800-801.
- KENNEDY, J.S., 1965: Mechanisms of host plant selection. Ann. Appl. Biol., 56, 317-322.
- KIRSCHENBLATT, J.D., 1959: Die Telergone und ihre biologische Bedeutung. Sowjetwissenschaft, Naturwiss. Beiträge, 1959 (10), 1028-1044 (Zit. nach: H. BRAASCH, 1969).
- KLINGAUF, F., 1971: Die Wirkung des Glucosids Phlorizin auf das Wirtswahlverhalten von Rhopalosiphum insertum (Walk.) und Aphis pomi De Geer. Ztschr. Angew. Ent. 68, 41-55.
- MATSUMOTO, Y., 1962: A dual effect of coumarin, olfactory attraction and feeding inhibition, on the vegetable weevil adult. Jap. J. appl. Ent. Zool. 6, 141-149.
- MAXWELL, F.G., J.N. JENKINS, J.C. KELLER and W.L. PARROT, 1963: An Arrestant and feeding stimulant for the boll weevil in water extracts of cotton plant parts. J. econ. Ent. 56, 449-454.

- MC INDOO, W.E., 1926: An insect olfactometer. J. econ. Ent. 19, 545-571.
- MULKERN, G.B., 1969: Behavioral influences on food selection in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Ent. exp. appl. 12, 509-523.
- NEFF, D.L. and E.S. VANDERZANT, 1963: Methods of evaluating the chemotropic response of boll weevils to extracts of the cotton plant and various other substances. J. econ. Ent. 56, 761-766.
- OHSAWA, K., K. OSHIMA, I. YAMAMOTO and R. YAMAMOTO, 1970: Attractant for the rice weevil, Sitophilus zeamais Motschulsky, from rice grains. Appl. Ent. Zool. 5, 121-125.
- PARROT, W.L., T.N. SHAVER, and J.C. KELLER, 1968: A feeding stimulant for pink bollworm larvae in water extracts of cotton. J. econ. Ent. 61, 1766-1767.
- PIENKOWSKI, R.L. and Z. GOLIK, 1969: Kinetic orientation behavior of the alfalfa weevil to its host plant. Ann. ent. Soc. Amer. 62, 1241-1245.
- POSPISIL, J., 1972: Olfactory orientation of certain phytophagous insects in Cuba. Acta ent. bohemoslov., 69, 7-17.
- RENWICK, J. and J. P. VITE, 1969: Bark beetle attractants: Mechanism of colonization by Dendroctonus frontalis. Nature 224, 1222-1223.

- REZWANI, A., 1970: Vergleichende Untersuchungen über Ökologie, Biologie und Verhalten verschiedener Sitona-Arten. Dissertation Gießen, 80 S.
- SAXENA, K.N., 1965: Some factors governing olfactory and gustatory responses of insects. In: Olfaction and taste II. 799-819. Pergamon Press, Oxford.
- SCHANZ, M., 1953: Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers (Lep-
tinotarsa decemlineata Say). Z. vergl. Physiol. 35, 353-379.
- SCHNEIDER, D., 1971: Die chemischen Sinne bei Insekten. Naturwissenschaften. 58, 194-200.
- SCHOONHOVEN, L., and V.G. DETHIER, 1966: Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. Archives Neerlandaises de Zoologie 16, 497-530.
- SCHOONHOVEN, L.M., 1968: Chemosensory bases of host plant selection. Ann. Rev. Entomol. 13, 115-135.
- SCHWINCK, I., 1954: Experimentelle Untersuchungen über Geruchssinn- und Strömungswahrnehmungen in der Orientierung bei Nachtschmetterlingen. Z. vergl. Physiol. 37, 19-56.
- STEIN, W., 1969: Die Bedeutung der Wander- und Ausbreitungsphasen von Curculioniden für die Wiederbesiedlung einer Wiese nach Insektizideinwirkung. Anz. Schädld. Pflanzenschutz 42, 104-106.
- STEIN, W., 1971: Das Ausbreitungs- und Wanderverhalten von Curculioniden und seine Bedeutung für die Besiedlung neuer Lebensräume. Miscellaneous Papers 8, 111-117.
Landbouwhogeschool Wageningen, The Netherlands.

- STEIN, W., 1970: Pers. Mitteilung.
- STEINER, C., 1942: Zur quantitativen Analyse tierischer Geruchsreaktionen. Naturwissenschaften 30, 647-648.
- TEMBROCK, G., 1971: Grundlagen der Tierpsychologie. Wissenschaftliche Taschenbücher. Akademie-Verlag Berlin.
- THORPE, W.H., A.C. CROMBIE, R. HILLAND and J.H. DARRAGH, 1947: The behaviour of wireworms in response to chemical stimulation. J. exp. Biol. 23, 234-266.
- THORSTEINSON, A.J., 1960: Host selection in phytophagous insects. Ann. Rev. Ent. 5, 193-218.
- THORSTEINSON, A.J., 1955: The experimental study of the chemotactic basis of host specificity in phytophagous insects. Canad. Ent. 87, 49-57.
- VATER, G., 1971: Über Ausbreitung und Orientierung von Diaeretiella rapae (Hymenoptera, Aphidiidae) unter der Berücksichtigung der Hyperparasiten von Brevicoryne brassicae (Homoptera, Aphididae). Z. angew. Entomol. 68, 187-225.
- WILDE DE, J., 1958: Host plant selection in the Colorado potatoe beetle larva, Ent. exp. appl. 1, 14-22.
- WEST, A.S., 1961: Chemical attractants for adult Drosophila species. J. econ. Ent. 54, 677-681.

WIESMANN, R., 1967: Physiologische Grundlagen zum Anlocken und Fangen von Insekten.

Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 40, 37-55.

WILLIS, E.R. and L.M. ROTH, 1952: Reactions of Aedes_aegypti (L.) to carbon dioxide. J. exper. Zool.

121, 149-179.

WILLIS, E.R., 1947: The olfactory responses of female mosquitos. J. econ. Ent. 40, 769-778.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. STEIN für die Überlassung des Themas, die vielfältige Unterstützung und das stete Interesse am Fortgang der Arbeit.

Zugleich danke ich den Direktoren des Institutes für Phytopathologie der Justus Liebig-Universität, Herrn Prof. Dr. F. GROSSMANN und seinem Nachfolger Herrn Prof. Dr. H. SCHMUTTERER, für das Bereitstellen eines Arbeitsplatzes.

Ferner möchte ich mich bei allen Institutsangehörigen, insbesondere bei Herrn Dr. RÖSNER, für die Unterstützung bei der Durchführung dieser Arbeit bedanken.

Weiterhin bin ich Frau WOLF und Herrn Dr. G. MÜLLER, Abt. Biometrie des Fachbereiches Angewandte Biologie der Universität Gießen, für die Ausführung der statistischen Berechnungen im Rechenzentrum der Universität zu Dank verpflichtet.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) sage ich Dank für die finanzielle Unterstützung.

Lebenslauf

Am 29. Mai 1937 wurde ich, Heribert Möller, als zweites Kind des Hauptlehrers Alfons Möller und seiner Ehefrau Maria, geb. Schiebelhut, in Hilders/Rhön, Kreis Fulda geboren.

- 1943 - 1948 : Besuch der Volksschule in Hilders.
- 1948 - 1957 : Besuch des Domgymnasiums in Fulda.
- 1957 - 1959 : Landwirtschaftslehre in Wehrda, Kreis-Hünfeld.
- 1959 - 1967 : Studium der Landwirtschaft an der Universität Gießen mit drei Unterbrechungen, Abschluß als Diplom-Agraringenieur.
- 1967 : Tätigkeit am Institut für Pflanzenbau.
- 1967 - 1969 : Landwirtschaftsreferendar im Dienste des Landes Hessen mit abschließender Prüfung für das Lehramt der Landwirtschaft in Hessen.
- 1970 - 1972 : Durchführung der Versuchsarbeiten am Institut für Phytopathologie der Justus Liebig-Universität Gießen für die vorliegende Dissertation.
- Seit Sept. 1972 : Landwirtschaftsrat im höheren Dienst des Landes Hessen.

